А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 57 (1972) № 9

УДК 582.582.683.2

В. П. Бочанцев

РОД *STRIGOSELLA* BOISS. И ЕГО ОТНОШЕНИЕ К РОДУ *MALCOLMIA* R. BR. (*CRUCIFERAE*)

V. P. BOTSCHANTZEV. THE GENUS *STRIGOSELLA* BOISS. AND ITS RELATION TO THE GENUS *MALCOLMIA* R. BR. (*CRUCIFERAE*)

В статье восстанавливается род *Strigosella* Boiss. (*Cruciferae*). Ранее он считался синонимом рода *Malcolmia* R. Br. В состав рода *Strigosella* включено 23 вида (20 видов, до этого числившихся в роде *Malcolmia*, и 3 новых вида). Помимо того, в статье дано исправленное описание рода *Strigosella*, указаны его отличия от рода *Malcolmia* s. str., дан ключ для определения видов *Strigosella*, перечень этих видов с их синонимами и необходимыми литературными источниками, приведены типы видов и схематическое географическое распространение каждого вида рода. Род *Strigosella* подразделен на 3 секции и 2 подсекции.

Род *Malcolmia* R. Brown (1812) был установлен в составе всего 3 видов. К настоящему времени в нем числится 40—50 видов, не считая многочисленных синонимов. Как видим, род довольно большой и, что крайне важно, очень полиморфный. Его представители расселены на громадной территории — от Южной Европы и Северной Африки до Монголии, Центрального Китая и Тибета.

Неоднократно предпринимались попытки отчленения отдельных групп рода *Malcolmia* R. Br. в качестве особых, самостоятельных родов. Некоторые из этих родов признаны систематиками (*Eremobium* Boissier, 1867; *Maresia* Pomel, 1874; *Torularia* O. E. Schulz, 1924), другие до последнего времени оставались синонимами рода *Malcolmia* (*Strigosella* Boissier, 1853; *Fedtschenkoa* Regel, 1881).

Существует несколько систем рода *Malcolmia* (например, Boissier, 1867, и Васильченко, 1939), но эти системы были слишком искусственны и не удовлетворяли специалистов. Наконец Болл (Ball, 1963) разделил род *Malcolmia* на несколько естественных групп, правда не исчерпав этим всего разнообразия рода. А Дворжак (Dvořák, 1970) пошел еще дальше — одну из этих групп видов рода, концентрирующихся у *M. africana* (L.) R. Br., отчленил в качестве особого рода, присвоив ему название *Fedtschenkoa* Regel. Совершенно несомненно, что эта группа видов вполне заслуженно выделена в особый род. Однако в процессе работы по выделению рода *Fedtschenkoa* Дворжак недостаточно полно изучил все виды, группирующиеся около *Malcolmia africana*, а часть видов включил в исследование без изучения гербарного материала, который у него и по остальным видам был весьма ограничен. Кроме того, Дворжак неверно избрал название рода, он не учел род *Strigosella* Boiss. Этот род был описан всего с одним видом — *S. cabulica* Boiss. Основным его отличием от других родов было принято считать двухрядные семена. Несмотря на это, Гукер и Томсон (Hooker a. Thomson, 1861) присоединили *Strigosella* к роду *Malcolmia*, и с этим согласились все исследователи, в том числе и автор рода Буассье.

Тщательное изучение гербарного материала по *Strigosella cabulica* позволило установить, что двухрядные семена иногда бывают у этого вида

только в основании отдельных стручков. По всей остальной длине стручков семена однорядные, да и у всех прочих стручков того же растения, по всей их длине, семена также однорядные. Таким образом, двухрядные семена не являются абсолютным отличительным признаком рода *Strigosella*.

Кроме того, были описаны *Malcolmia strigosa* Boiss., *M. toppinii* O. E. Schulz и *M. longipetala* Gilli. Все они очень близки *Strigosella cabulica*, но характеризуются исключительно однорядными семенами.

Нет никаких особых признаков, изолирующих эти 4 вида одновременно от всех остальных представителей рода, группирующихся около *Malcolmia africana*. Только расчленив виды, тяготеющие к *M. africana*, на группы родственных видов, можно обнаружить лишь незначительные отличия 4 близких *M. cabulica* видов от этих групп. Так, от группы видов, имеющих короткие лепестки и не сросшиеся тычиночные нити, и от другой группы, обладающей длинными лепестками, но попарно сросшимися нитями длинных тычинок, 4 вида, близкие *M. cabulica*, отличаются относительно короткими и широкими стручками, развивающимися по всей длине стебля. А от третьей группы, значительная часть видов которой характеризуется относительно короткими стручками, развивающимися по всей длине стебля, а все ее виды вместе — короткими лепестками и в различной степени попарно сросшимися нитями длинных тычинок, рассматриваемые 4 вида отличаются лишь свободными тычинками.

Как видим, они настолько близки, что необходимо объединить в одну большую группу виды, родственные *M. cabulica*, с видами, тяготеющими к *M. africana*. Тогда и название всей группе, если ее рассматривать в качестве особого рода, нужно избрать другое.

Так как род *Strigosella* был описан значительно раньше рода *Fedtschenkoa*, то именно это более раннее название должно быть закреплено за выделяемым родом.

Характеристика восстанавливаемого рода также нуждается в исправлении, так как Дворжак упустил некоторые существенные его признаки. В частности, нужно отметить, что лепестки у видов этого рода не имеют выемки на верхушке; что боковые медовые железки имеют выросты, направленные к длинным тычинкам, и открыты спереди или спереди и сзади одновременно; что семядоли бывают как с полоской по краю, так и без полоски и т. д. Здесь дается новая, дополненная характеристика рода *Strigosella* и формулируются его отличия от рода *Malcolmia* s. str. На других недостатках работы Дворжака нет необходимости специально останавливаться. Они будут ясны из дальнейшего текста.

В процессе подготовки настоящей статьи были исследованы обильные гербарные материалы по всем видам, близким *M. africana*, а также типы этих видов и типы их синонимов, за исключением очень немногих, таких как тип самой *M. africana*, так как в их изучении не было никакой необходимости.

Род **STRIGOSELLA** Boiss.

1853, Diagn. Plant. Nov. ser. 2, 1 : 22. — *Fedtschenkoa* Regel, 1881, Изв. Общ. любит. ест. антроп. этногр. 34, 2 : 8; А. Васильева, 1969, Илл. опред. раст. Казахст. 1 : 443; Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 397.

Однолетние растения с олиственным стеблем, опушенные простыми, двухраздельными на ножках и ветвистыми на ножках волосками, ветви которых отклонены от поверхности прикрепления волоска. Соцветие безлистное, хотя бы в верхней части. Чашечка закрытая, боковые чашелистики в основании без мешков. Лепестки сиреневые, реже розовые или белые, узкоклиновидные, на верхушке закругленные. Пыльники зеленые или палевые; нити длинных тычинок в различной степени попарно сросшиеся или свободные. Боковые медовые железки вытянуты по направлению к длинным тычинкам и открыты наружу или наружу и внутрь одновременно. Рыльце коротко-коническое. Плод — в той или иной степени открывающийся стручок. Клетки эпидермиса, перегородки стручка, вытянуты поперек стручка. Семена однорядные или очень редко двухрядные (в основании некоторых стручков у S. *cabulica*). Зародыш спинно-

корешковый или скошенно-спиннокорешковый. Края семядолей с зеленой полоской или без нее.

2n=14—28 для четырех видов, у которых были определены числа хромосом.

Тип рода: *Strigosella cabulica* Boiss.

Отличается от рода *Malcolmia* R. Br. s. str. (тип рода — *M. maritima* [L.] R. Br.) опушением из двухконечных и ветвистых сидящих на ножках волосков с ветвями, отклоненными от поверхности прикрепления волоска, боковыми чашелистиками, в основании немешковидными, узкоклиновидными с закругленной верхушкой лепестками, боковыми медовыми железками с выростами, направленными в сторону длинных тычинок, нитями длинных тычинок, у большинства видов попарно сросшимися, коротко коническими рыльцами и клетками эпидермиса перегородок, вытянутыми поперек стручка.

Род *Strigosella* разделяется на 3 секции; одна из секций включает 2 подсекции.

Основной центр видового разнообразия рода *Strigosella* находится в Иране, Афганистане, Пакистане и Средней Азии, но некоторые представители рода далеко выходят за пределы этой территории. Особенно велик ареал *S. africana* (от Испании и Марокко до Монголии, Центрального Китая и Тибета). Виды рода иногда гибридизируют друг с другом.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *STRIGOSELLA* BOISS.

1. Лепестки в 3—5 раз длиннее чашелистиков . . . . 2.
\+ Лепестки в 2—2.5 раза длиннее чашелистиков . . . . 16.
2. Нити длинных тычинок не сросшиеся. Стручки развиваются по всей длине стебля . . . . 3.
\+ Нити длинных тычинок попарно сросшиеся. Стручки развиваются в верхней части стебля . . . . 5.
3. Лепестки белые, редко бледно-розовые. Пыльники палевые . . . . 4. *S. longipetala* (Gilli) Botsch.
\+ Лепестки сиреневые. Пыльники зеленые . . . . 4.
4. Плодоножки до 1.5 мм дл. Стручки до 4 см дл. . . 5. *S. cabulica* Boiss.
\+ Плодоножки до 4 мм дл. Стручки до 1 см дл. . . . . 6. *S. toppinii* (O. E. Schulz) Botsch.
5. Нижние листья цельнокрайние, редко с немногочисленными мелкими зубцами . . . . 6.
\+ Нижние листья зубчатые или перистораздельные, очень редко почти цельнокрайние, но тогда в нижней части стебля нет простых волосков или имеются простые волоски в смеси с ветвистыми волосками . . . . 8.
6. Стебли в нижней части и нижние листья опушены простыми грубыми длинными волосками, иногда к опушению нижних листьев примешаны длинные грубые двухконечные на длинных ножках (ножки значительно длиннее ветвей) волоски. Стручки плоские, сильно бугорчатые. Плодоножки у́же стручков . . . . 23. *S. turkestanica* (Litv.) Botsch.
\+ Стебли в нижней части и листья опушены почти сидячими и на коротких ножках (ножки короче или примерно равны ветвям) двухконечными и трехконечными волосками, иногда с примесью простых волосков. Стручки вальковатые, слабо бугорчатые. Плодоножки примерно одинаковой толщины со стручками . . . . . . 7.
7. Листья и стебли опушены почти сидячими или на очень коротких ножках двухконечными волосками (ножки волосков короче ветвей) с небольшой примесью простых волосков. Цветоножки голые. Чашелистики голые или рассеянно опушенные простыми, иногда с примесью двухконечных, волосками. Стручки 4.8—9.2 см дл., голые . . . . . . 17. *S. tadzhikistanica* (Vass.) Botsch.

\+ Листья и стебли опушены двухконечными и трехконечными на более длинных ножках волосками (ножки волосков примерно равны ветвям) с примесью простых волосков. Цветоножки опушены простыми и двухконечными волосками. Чашелистики густо опушены простыми и двухконечными волосками. Стручки 2.8—6.5 см дл., по всей длине или у верхушки густо опушены простыми и двухконечными или только простыми волосками . . . . 16. *S. tenuissima* (Botsch.) Botsch.

8\. Листья и стебли опушены почти сидячими двухконечными и трехконечными волосками; простые волоски в опушении отсутствуют, а если они имеются, то листья с многочисленными крупными зубцами или лопастями . . . . 9.

\+ Листья и стебли опушены двухконечными, реже трехконечными на разной длины ножках волосками; простые волоски в опушении имеются, иногда они обильны, особенно на стеблях . . . . 13.

9\. Нижние листья перистораздельные с многочисленными притупленными лопастями, или листья с многочисленными и острыми зубцами. Плодоножки 1—2.5 мм дл. . . . . 10.

\+ Нижние листья с 2—3 парами небольших острых зубцов. Плодоножки 9—16 мм дл. . . . . 12.

10\. Листья обычно опушены только по краю . . . . 13. *S. behboudiana* (Rech. f. et Esfand.) Botsch.

\+ Листья опушены по всей поверхности . . . . 11.

11\. Нижние листья перистораздельные с тупыми лопастями. Стручки часто спирально скрученные. Перегородка прозрачная. Простые волоски обычно отсутствуют в опушении . . . . 12. *S. circinata* (Bunge) Botsch.

\+ Нижние листья крупно- и острозубчатые. Стручки прямые. Перегородка непрозрачная. В опушении нижней части растения имеются простые волоски . . . 14. *S. hyrcanica* (Freyn et Sint.) Botsch.

12\. Опушение на листьях из толстых грубых волосков. Плодоножки (9) 10—16 мм дл. Стручки 1.5—2.5 (3.5) см дл., голые или опушенные простыми волосками, открываются снизу. Семена до 1.5 мм дл. . . . . 18. *S. leptopoda* Bondar. et Botsch.

\+ Опушение на листьях из тонких нежных волосков. Плодоножки 9—11 мм дл. Стручки (5) 6—7 см дл., опушенные мелкими двухконечными и трехконечными волосками, открываются сверху. Семена около 2 мм дл. . . . 20. *S. spryginioides* (Botsch. et Vved.) Botsch.

13\. Стебли в нижней части обильно опушены простыми волосками, очень редко к ним примешиваются мелкие двухконечные волоски. Прикорневые листья продолговатые. Стручки плоские, сильно бугорчатые . . . . 21. *S. grandiflora* (Bunge) Botsch.

\+ Стебли в нижней части опушены двухконечными, разных размеров волосками, иногда с примесью простых волосков. Прикорневые листья широколанцетные. Стручки плоские, сильно бугорчатые или вальковатые, слабо бугорчатые . . . . 14.

14\. Стебли в нижней части опушены двухконечными, реже трехконечными, разного размера волосками, простых волосков нет или они одиночные. Нижние стеблевые листья широколанцетные, покрытые мелкими двухконечными и трехконечными волосками с примесью одиночных простых волосков . . . . . . 19. *S. vvedenskyi* Bondar. et Botsch.

\+ Стебли в нижней части опушены двухконечными волосками (иногда с примесью двухконечных, имеющих зубчатые ветви волосков) и простыми волосками. Нижние стеблевые листья яйцевидные, опушенные обычно более крупными двухконечными и простыми волосками . . . . 15.

15\. Плодоножки у́же стручков. Стручки плоские, сильно бугорчатые. Семена овальные, около 1.2 мм дл. и 0.9 мм шир. . . . . 22. *S. latifolia* Bondar. et Botsch.

\+ Плодоножки примерно одинаковой толщины со стручками. Стручки

валькoватые слабо бугорчатые. Семена продолговато-овальные, около 2 мм дл. 1 мм шир. . . 15. *S. malacotricha* (Botsch. et Vved.) Botsch.

16. Стручки прямые, редко слегка серповидно изогнутые, в поперечном сечении квадратные, квадратно-округлые или округлые . . . . . 17.

\+ Стручки спирально скрученные, серповидно изогнутые или прямые, плоские и вальковатые . . . . 22.

17. Стебли и листья покрыты двух-трех-четырех(пяти)-конечными волосками; простые волоски имеются иногда лишь на черешках листьев; редко растения совершенно голые. Нити длинных тычинок не сросшиеся . . . . 18.

\+ Стебли и листья покрыты двухконечными и простыми волосками, редко в опушении встречаются трехконечные волоски. Нити длинных тычинок попарно сросшиеся до $^{1}/_{2}$—$^{2}/_{3}$ длины, а иногда сросшиеся только в самом основании . . . . 20.

18. Лепестки белые. Пыльники палевые. Стручки 2—3 см дл., открываются сверху и развиваются по всей длине стебля. Листья и стебли густо опушены мелкими, тонкими (трех), четырех-пятиконечными, ветвящимися обычно на разных уровнях волосками, с примесью на стеблях крупных двухконечных волосков . . . . 3. *S. strigosa* (Boiss.) Botsch.

\+ Лепестки сиреневые. Пыльники зеленые. Стручки 4.5—7.5 см дл., открываются снизу или сверху и снизу одновременно, развиваются в верхней части стебля. Листья и стебли опушены или трех-четырех (пяти)-конечными волосками, лучи которых выходят из одной точки, или двух- трехконечными волосками (трехконечные волоски ветвятся на разных уровнях или их ветви выходят из одной точки) с примесью двухконечных волосков, имеющих зубчатые ветви; редко растения голые . . . . 19.

19. Стручки в поперечном сечении округлые или округло-квадратные, внезапно к рыльцу заостренные, открывающиеся снизу. Листья и стебли покрыты трех-четырех(пяти)-конечными волосками, ветви которых почти одинаковой длины и выходят из одной точки, а ветви трехконечных волосков, помимо того, отклонены друг от друга примерно под одинаковым углом . . . . 2. *S. trichocarpa* (Boiss. et Buhse) Botsch.

\+ Стручки в поперечном сечении квадратные, редко округло-квадратные, постепенно к рыльцу заостренные, открываются сверху и снизу одновременно. Листья и стебли покрыты двух- трехконечными волосками (трехконечные с разной длины ветвями волоски или ветвятся на разных уровнях или их ветви выходят из одной точки, но у тех и у других ветви отклонены друг от друга под разными углами) с примесью двухконечных волосков с зубчатыми ветвями; редко растение голое . . . . 1. *S. africana* (L.) Botsch.

20. Чашелистики долгоостающиеся. Лепестки (4) 4.5—5.5 (6) мм дл. и 0.5—0.6 мм шир. . . . . 7. *S. stenopetala* (Bernh.) Botsch.

\+ Чашелистики рано опадающие. Лепестки (5.5) 6—9 мм дл. и (0.8) 1—1.7 мм шир. . . . . 21.

21. Растение приземистое, часто распростертое по земле, со стручками, большей частью скученными у основания стебля. Листья обычно зубчатые. Стручки часто к рыльцу булавовидно утолщенные и внезапно заостренные; створки почти гладкие . . . . 8. *S. intermedia* (C. A. Mey.) Botsch.

\+ Растение прямостоящее, со стручками, почти всегда равномерно располагающимися по всей длине стебля. Листья обычно цельнокрайние. Стручки к рыльцу постепенно заостренные; створки отчетливо бугорчатые . . . . 10. *S. scorpioides* (Bunge) Botsch. var. *multisiliqua* (Vass.) Botsch.

22. Растение покрыто грубыми двух-трех(четырех)-конечными, почти сидячими волосками. Простые волоски в опушении отсутствуют или они одиночные. Листья зубчатые. Стручки обычно голые, редко

с рассеянными, грубыми двух-трех(четырех)-конечными волосками, иногда с примесью простых; открываются обычно снизу . . . . 11. *S. brevipes* (Bunge) Botsch.

\+ Растения покрыты простыми и двухконечными на длинных или на коротких ножках волосками; очень редко по краям листьев или в верхней части стебля встречаются трехконечные волоски. Листья цельнокрайние, иногда зубчатые. Стручки опушенные, открываются обычно сверху . . . . 23.

23. Стручки плоские, прямые, более 1 мм шир., от основания к рыльцу постепенно суживающиеся. Нити длинных тычинок попарно сросшиеся меньше чем на $^1/_2$ длины, а иногда сросшиеся только в самом основании. В опушении обильны простые длинные волоски . . . . 9. *S. hispida* (Litv.) Botsch.

\+ Стручки вальковатые, прямые, изогнутые или спирально скрученные, около 1 мм шир., с параллельными краями. Нити длинных тычинок попарно сросшиеся больше чем на $^1/_2$ длины. В опушении преобладают двухконечные волоски . . . . 10. *S. scorpioides* (Bunge) Botsch.

ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ РОДА *STRIGOSELLA* BOISS.

Sect. I. **Schirjajevija** (Dvořák) Botsch. comb. nova. — *Fedtschenkoa* Regel subgen. *Schirjajevija* Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 401

Лепестки в 2—2.5 раза длиннее чашелистиков. Нити длинных тычинок не сросшиеся. Стручки узкие и длинные (1—1.5 мм шир. и 4.5—7.5 см дл.), развиваются в верхней части стебля.

Тип секции: *Strigosella africana* (L.) Botsch.

1. **Strigosella africana** (L.) Botsch. comb. nova. — *Hesperis africana* L. 1753, Sp. Plant. 2 : 663. — *Malcolmia africana* (L.) R. Br. 1812, in Aiton, Hort. Kew. ed. 2; 4 : 121. — *Cheiranthus taraxacifolius* Balbis, 1814, Ad Catal. Stirp. Horti Acad. Taurinensis edit. anno 1813, App. 1 : 10, non Steph. in Willd. (1800). — *Malcolmia taraxacifolia* (Balbis) DC. 1821, Regni Veget. Syst. Nat. 2 : 439. — *Wilckia africana* (L.) F. Muell. 1879, Nat. Pl. Victoria, 1 : 33. — *W. africana* (L.) Halácsy, 1895, Bot. Zeitscher. : 215. — *Malcolmia calycina* Sennen, 1936, Diagn. Nouv. Exsicc. Pl. Espagne Maroc, 1928—1935 : 178. — *Fedtschenkoa africana* (L.) Droŕák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 401. — *F. taraxacifolia* (Balbis) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403, p. p. quoad nomen.

Тип: Africa (LINN). Не видел.

Распространение. От Южной Европы и Северной Африки, через Переднюю Азию, Кавказ и Среднюю Азию до Кашмира, Тибета, Центрального Китая и Монголии.

Примечание. Исследование фотографий типовых образцов и описаний *Malcolmia taraxacifolia* (Balbis) DC. позволило установить, что это растение по общему облику, характеру опушения, размеру цветков, форме и расположению стручков полностью соответствует признакам *Strigosella africana* и должно рассматриваться в качестве ее синонима.

Strigosella africana (L.) Botsch. var. *laxa* (Lam.) Botsch. comb. nova (=*Hesperis laxa* Lam. 1789, Encycl. Meth. Bot. 3, 1 : 325, p. p. excl. syn. Pall. — *Malcolmia laxa* (Lam.) DC. 1821, Regni Veget. Syst. Nat. 2 : 440. — *Wilckia africana* (L.) Halácsy var. *laxa* (Lam.) Grossh., 1930, Фл. Кавказа, 2 : 115) следует называть голые, а также слабо опушенные экземпляры этого вида.

2. **Strigosella trichocarpa** (Boiss. et Buhse) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia trichocarpa* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 12 : 21. — *M. africana* (L.) R. Br. δ. *trichocarpa* (Boiss. et Buhse) Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 223. — *Wilckia africana* (L.) Halácsy f. *trichocarpa* (Boiss. et Buhse) Grossh., 1930, Фл. Кавказа, 2 : 115. — *Malcolmia afri-*

cana (L.) R. Br. var. *korshinskyi* Vass., 1939, Фл. СССР, 8 : 280, русск. опис.

Тип: Wüstenebene bei Dschendak, 5—6 IV 1849, fl. et fr. F. Buhse (LE).

Распространение. Иран, Афганистан, Пакистан, СССР (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, Казахстан), Китай (Джунгария).

Примечание. Многие авторы часто рассматривали это растение лишь как подвид *Malcolmia africana*. Но это неверно. Слишком много признаков разграничивают их, хотя эти виды иногда и гибридизируют. Среди разделяющих эти виды признаков можно назвать форму листьев и форму стручков, но особенно важно их опушение. Так, для *Strigosella africana* характерны наряду с другими волосками трехконечные волоски, ветвящиеся на разных уровнях или с ветвями, выходящими из одной точки, причем ветви и тех и других волосков обычно разной длины и расположены по отношению друг к другу под разными углами. А у *S. trichocarpa* ветви трехконечных волосков выходят из одной точки, примерно одинаковой длины и расположены под одинаковыми углами относительно друг друга.

Sect. II. Strigosella

Лепестки в 2—3 раза длиннее чашелистиков. Нити длинных тычинок не сросшиеся. Стручки широкие и короткие (1—2.5 мм шир. и 1—4 см дл.), развиваются по всей длине стебля.

Тип секции: *Strigosella cabulica* Boiss.

3. **Strigosella strigosa** (Boiss.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia strigosa* Boiss., 1842, Ann. Sci. Nat. sér. 2, 17 : 70. — *M. pamirica* Botsch. et Vved. 1952, Бот. мат. герб. Инст. бот. АН УзССР, 13 : 10. — *Fedtschenkoa pamirica* (Botsch. et Vved.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403. V

Изотип: Ispahan, 1835, № 4068, fl. et fr. P. M. R. Aucher-Eloy (LE).

Распространение. Иран, Афганистан, СССР (Памир).

4. **Strigosella longipetala** (Gilli) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia longipetala* Gilli, 1955, Feddes Repert. 57, 3 : 223.

Лектотип: Umgebung von Kabul. Scher Darwasah, 1800 m, 15 VI 1949, № 1032, fl. et fr. A. Gilli (W).

Распространение. Афганистан.

5. **Strigosella cabulica** Boiss., 1853, Diagn. Pl. Orient. Nov. ser. 2, 1 : 22. — *Malcolmia cabulica* (Boiss.) Hook. f. et Thoms., 1861, Journ. Proc. Linn. Soc. Bot. 5 : 156. — *M. strigosa* Boiss. var. *macrantha* O. E. Schulz, 1927, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 9 : 1087. — *M. koelzii* Rech. f., 1951, Phyton, 3, 1—2 : 64.

Изотип: Afghanistan, Pushut, fl. et fr. W. Griffith (LE).

Распространение. Афганистан, Пакистан.

6. **Strigosella toppinii** (O. E. Schulz) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia toppinii* O. E. Schulz, 1927, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 9 : 1088. V

Тип: Chitral, Drosh, 4500′, III 1908, № 106, fl. et fr. S. M. Toppin (K).

Распространение. Пакистан.

Sect. III. Fedtschenkoa (Regel) Botsch. comb. nova. — *Fedtschenkoa* Regel, 1881, Изв. Общ. любит. ест. антроп. этногр. 34, 2 : 8. — *Fedtschenkoa* Regel subgen. *Fedtschenkoa* Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 400 V

Лепестки в 2—5 раз длиннее чашелистиков. Нити длинных тычинок попарно в различной степени сросшиеся.

Тип секции: *Strigosella grandiflora* (Bunge) Botsch.

Subsect. 1. **Brevipetalae** Botsch. subsect. nova

Petalae calyce 2—2.5-plo longiores. Siliquae quadrangulae, tereti-quadrangulae, teretes vel planae.

Typus subsectionis: *Strigosella stenopetala* (Bernh.) Botsch.

7. **Strigosella stenopetala** (Bernh.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia africana* (L.) R. Br. β. *stenopetala* Bernh. ex Fisch. et Mey., 1835, Ind. Semin. Horti Bot. Petropol. 1 : 11, 33. — *M. africana* (L.) R. Br. γ. *divaricata* Fisch., 1835, Ind. Semin. Horti Bot. Petropol. 1 : 11, 33. — *M. stenopetala* (Bernh.) Bernh. ex Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 170. — *M. divaricata* (Fisch.) Fisch., 1843, Ind. Semin Horti Bot. Petropol. 9 : 30. — *Wilckia africana* (L.) Halácsy var. *stenopetala* (Bernh.) Grossh., 1930, Фл. Кавказа, 2 : 115. — *W. stenopetala* (Bernh.) Busch, 1931, Фл. Сиб. Дальн. Вост. 6 : 595. — *Fedtschenkoa stenopetala* (Bernh.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403. — *Malcolmia intermedia* auct. non C. A. Mey.: Боч. и Введ., 1955, Фл. Узбек. 3 : 138.

Тип: Cult. in Horti Bot. Petropol., 1833, fl. et fr. Sem. m. Bernhardi (LE).

Распространение. СССР (Армения, Азербайджан, юго-восток европейской части, Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Казахстан, Западная Сибирь).

Примечание. Этот вид некоторые исследователи считали самостоятельным, называя его *Malcolmia intermedia*, другие же присоединяли его в качестве подвида к *M. africana*. Что это особый вид становится ясно хотя бы потому, что у *M. africana* нити длинных тычинок не сросшиеся, а у рассматриваемого вида они всегда срастаются. Размеры лепестков, расположение и форма стручков, опушение и прочие признаки также свидетельствуют о его самостоятельности. Однако виду необходимо присвоить иное имя, так как название *M. intermedia* принадлежит другому виду. Единственным законным названием рассматривемого вида является *Strigosella stenopetala*.

8. **Strigosella intermedia** (C. A. Mey.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia intermedia* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 186. — *M. runcinata* C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 186. — ? *M. zachlensis* Post, 1888, Journ. Linn. Soc. Bot. 24 : 420. — *M. africana* (L.) R. Br. β. *intermedia* (C. A. Mey.) Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 223. — *M. strigosa* Boiss. f. *glabrata* Freyn et Sint., 1903, Bull. Herb. Boiss. 2 sér., 3, 8 : 686. — *Wilckia africana* (L.) Halácsy var. *intermedia* (C. A. Mey.) Grossh., 1930, Фл. Кавказа, 2 : 115. — *W. runcinata* (C. A. Mey.) Grossh., 1930, Фл. Кавказа, 2 : 115. — *Malcolmia taraxacifolia* Balbis ex Vass. 1939, Фл. СССР, 8 : 283. — *M. halophila* Gilli, 1955, Feddes Repert. 57, 3 : 224. — *Fedtschenkoa taraxacifolia* (Balbis) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403, p. p. quoad plantam.

Тип: In campis et collibus prope Baku, 4 IV 1830, fl. et fr. imm. C. A. Meyer (LE).

Распространение. Сирия, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан, СССР (Грузия, Армения, Азербайджан, юго-восток европейской части, Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, Казахстан).

Примечание. Рассматриваемый вид в последнее время было принято называть *Malcolmia taraxacifolia*. Однако это название, как теперь выяснилось, оказалось синонимом *Strigosella africana* (см. примечание к этому виду). Поэтому виду нужно было подыскать другое название. Таким названием, полностью отвечающим сложившемуся представлению о виде, оказалось *S. intermedia*. Это было установлено при исследовании ее типа. Что же касается *Malcolmia runcinata*, то она оказалась сравнительно редко встречающейся в природе формой *Strigosella intermedia*.

Нити длинных тычинок у *S. intermedia* срастаются по-разному. Иногда они попарно сращены только в основании, чаще же значительно больше — до $^2/_3$ своей длины.

9. **Strigosella hispida** (Litv.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia hispida* Litv., 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 37. — *Fedtschenkoa hispida* (Litv.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 401.

Тип: Turcomania. In deserto pr. Ashabad, ad radices montium, 20 IV 1898, № 550, fl. et fr. D. Litvinov (LE).

Распространение. СССР (Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Киргизия, Казахстан), Китай (Джунгария).

Примечание. Нити длинных тычинок у *Strigosella hispida* иногда попарно сращены только в основании, но чаще значительно больше — вплоть до $^{1}/_{2}$ их длины.

10. **Strigosella scorpioides** (Bunge) Botsch. comb. nova. — *Dontostemon scorpioides* Bunge, 1848, Arb. Nat. Ver. Riga, 1, 2 : 150; ejusd., 1852, Beitr. Kenntn. Flor Russl. : 27. — *Malcolmia scorpioides* (Bunge) Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 225. — *M. contortuplicata* (Steph.) Boiss. β. *curvata* Freyn et Sint. 1903, Bull. Herb. Boiss. 2 sér., 3, 8 : 686. — *M. scorpioides* (Bunge) Boiss. var. *curvata* (Freyn et Sint.) Vass., 1939, Фл. СССР, 8 : 282. — *M. multisiliqua* Vass., 1939, Фл. СССР, 8 : 647. — *Fedtschenkoa scorpioides* (Bunge) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 400. — *F. multisiliqua* (Vass.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403.

Синтип: ? Um Buchara, 23 III 1842, fl. A. Lehmann; Zwischen Agatme und Karagata, 14 IV 1842, A. Lehmann; Bei Tiumen-bai, 18 IV 1842, A. Lehmann; Bei Juss-Chuduk, 24 IV 1842, A. Lehmann; Steppen am Kuwan-Darja, 7 V 1842, fl. et fr. A. Lehmann (LE).

Распространение. Иран, Афганистан, Пакистан, СССР (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, Казахстан), Китай (Джунгария).

Примечание. Почти повсюду в Средней Азии среди обычных экземпляров *Strigosella scorpioides* с вальковатыми стручками изредка встречаются растения, отличающиеся от типичных лишь четырехгранными стручками. Именно такое растение и было в свое время описано как *Malcolmia multisiliqua*. Она помещена здесь в синонимы, но, возможно, было бы правильнее рассматривать растения с четырехгранными стручками в качестве разновидности: *Strigosella scorpioides* (Bunge) Botsch. var. ***multisiliqua*** (Vass.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia multisiliqua* Vass., 1939, Фл. СССР, 8 : 647.

11. **Strigosella brevipes** (Bunge) Botsch. comb. nova. — *Sisymbrium brevipes* Kar. et Kir. «var. siliquis plerumque contortuplicatis et hispidis» Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 155. — *Dontostemon brevipes* Bunge, 1848, Arb. Nat. Ver. Riga, 1, 2 : 149; ejusd. 1852, Beitr. Kenntn. Flor Russl.: 27. — *Malcolmia brevipes* (Kar. et Kir.) Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 226, p. p. quoad plantam. — *M. karelinii* Lipsky, 1903, Vidensk. Medd. Nat. Foren Kjøbenhavn : 139; он же, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 1 : 31. — *M. karelinii* Lipsky β. *lasiocarpa* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 1 : 37. — *Fedtschenkoa brevipes* (Kar. et Kir.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 401, p. p. quoad plantam.

Синтип: Auf sterilen Lehmhügeln um Buchara, 4 IV 1842, fl. A. Lehmann; Zwischen Tschakyr-Ata und Nasarbai-Chuduk im Sande häufig, 12 IV 1842, A. Lehmann; Im Sande und auf dürren Lehmhügeln um Agatme, 13 IV 1842, fl. et fr. A. Lehmann (LE).

Распространение. Иран, СССР (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Казахстан), Китай (Джунгария).

Примечание. У *Dontostemon brevipes* Bunge и *Sisymbrium brevipes* Kar. et Kir. одинаковые видовые эпитеты. Было время, когда оба вида относили к одному роду — к *Malcolmia* R. Br. Эти обстоятельства являлись иногда причиной недоразумений, так как давали возможность предполагать, что оба рассматриваемых названия относятся к одному виду. Однако в действительности это 2 разных вида, основанные на своих особых типах и причисляемые теперь к двум удаленным родам: *Strigosella brevipes* (Bunge) Botsch. и *Torularia brevipes* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz.

Subsect. 2. **Longipetalae** Botsch. subsect. nova

Petalae calyce 3—5-plo longiores. Siliquae teretes vel planae.

Typus subsectionis: *Strigosella grandiflora* (Bunge) Botsch.

12. **Strigosella circinata** (Bunge) Botsch. comb. nova. — *Dontostemon circinatus* Bunge, 1848, Arb. Nat. Ver. Riga, 1, 2 : 148; ejusd., 1852, Beitr. Kenntn. Flor Russl.: 26. — *Malcolmia circinnata* (Bunge) Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 227, non Hook. f. et Thoms. (1861). — *M. boissieriana* Jafri, 1956, Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 22, 2 : 111. — *Fedstchenkoa circinnata* (Bunge) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 400.

Синтип: In der Sandwüste Kisil-kum, 30 IV 1842, A. Lehmann; Zwischen dem Jan- und Kuwan-Darja, 4 V 1842, fl. A. Lehmann; In der Steppe zwischen dem Kuwan- und Syr-Darja, 9 V 1842, fr. A. Lehmann (LE).

Распространение. Афганистан, СССР (Туркмения, Узбекистан, Казахстан).

13. **Strigosella behboudiana** (Rech. f. et Esfand.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia circinata* Hook. f. et Thoms., 1861, Journ. Proc. Linn. Soc. Bot. 5 : 115, p. p. quoad plantam. — *M. bungei* Boiss. β. *glabrescens* Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 226. — *M. bungei* Boiss. var. *assyriaca* Bornm., 1911, Beih. Bot. Centralbl. 28, 2 : 108. — *M. grandiflora* (Bunge) Kuntze var. *glabrescens* (Boiss.) Burtt et Lewis, 1949, Kew. Bull., 1949, 3 : 293. — *M. behboudiana* Rech. f. et Esfand., 1951, Phyton, 3, 1—2 : 64. — *Torularia kandaharensis* Rech. f. et Koeie, 1954, Anz. Math.-Nat. Kl. Österr. Acad. Wiss. 7 : 6.

Тип: Persie prov. Luristan, Pushti Kuh, Halate Mehran, 15 III 1948, n° 109, fl. et fr. imm. Behboudi (W). Не видел.

Распространение. Сирия, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан.

14. **Strigosella hyrcanica** (Freyn et Sint.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia hyrcanica* Freyn et Sint., 1903, Bull. Herb. Boiss., 2 sér., 3, 8 : 688.

Изотип: Krasnowodsk, in arenosis montium, 15 IV 1901, № 1579, fl. et fr. P. Sintenis (LE).

Распространение. Иран, СССР (Туркмения).

Примечание. На изотипе *Strigosella hyrcanica*, собранном в состоянии плодоношения, последние цветки имеют лепестки в 2.5 раза длиннее чашелистиков, а в подлинном описании вида сказано, что его лепестки больше чем в 2 раза длиннее чашелистиков. Растения других коллекторов из Красноводска, откуда вид был описан, полностью отвечающие характеристике *S. hyrcanica*, но собранные в состоянии цветения, имеют цветки с лепестками в 3 раза более длинными, чем чашелистики. Поэтому *S. hyrcanica* причислена здесь к длиннолепестковым видам рода.

15. **Strigosella malacotricha** (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia malacotricha* Botsch. et Vved., 1952, Бот. мат. герб. Инст. бот. АН УзССР, 13 : 11. — *Fedtschenkoa malacotricha* (Botsch. et Vved.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403.

Тип: Холмы бл. ст. Келиф, 25 III 1928, цв. А. Введенский (ТАК).

Распространение. СССР (Туркмения).

16. **Strigosella tenuissima** (Botsch.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia tenuissima* Botsch., 1965, Новости Сист. Высш. Раст. 2 : 276. — *M. spryginioides* auct., non Botsch. et Vved.: Rech. f., 1968, Fl. Iran. 57 : 254. — *M. tadzhikistanica* auct., non Vass.: Rech. f., 1968, Fl. Iran. 57. : 349.

Тип: Южный Таджикистан. Окр. г. Кабадиан. Горы Ходжаказиан. Лёссовые адыры западного склона гор, 29 V 1959, № 276, цв. и пл. В. Бочанцев (LE).

Распространение. Афганистан, СССР (Таджикистан).

Примечание. *Strigosella tenuissima* считалась коротколепестковым видом рода, так как первоначально была собрана в плодах с последними цветками. Собранный впоследствии материал по этому виду в состоянии цветения позволил установить, что его лепестки в 3 раза длиннее

чашелистиков. Поэтому *S. tenuissima* переведена здесь в группу длиннолепестковых видов рода.

17. **Strigosella tadzhikistanica** (Vass.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia tadzhikistanica* Vass., 1945, Рефер. работ учрежд. Отдел. биол. наук АН СССР, 1941—1943 : 7, descr. abbrev.; он же, 1946, Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 9, 4—12 : 260, фиг. 1, descr. ampl.

Тип: Южный Таджикистан. Шуроабадский район. Окр. кишл. Джида-Булак. Глинистые холмы у дороги. Пояс эфемеров. Alt. 1000 m, 2 VI 1935, № 142, цв. и пл., И. Линчевский и Т. Масленникова (LE).

Распространение. СССР (Таджикистан).

18. **Strigosella leptopoda** Bondar. et Botsch. sp. nova.

Planta annua. Caulis a basi divaricato-ramosus, ad 30 cm altus, foliosus, in parte inferiore pilis rigidis sat magnis necnon minoribus inaequimagnis, brevitir stipitatis, in ramulos sub angulo obtusissimo divergentes bipartitis sparse tectus, in parte superiore unacum pedicellis pilis conformibus sed minutisimis sparse tectus vel glaber. Folia basalia ca 3 cm longa, 1 cm lata, ramea sensim diminuta, ad 4 mm longa, 0.5 mm lata, lanceolata, breviter petiolata, margine dentibus paucis parvis acutisque praedita, supra et subtus pilis rigidis sat magnis, breviter stipitatis in ramulos sub angulo obtuso divergentes bi-, rarissime tripartitis. Sepala oblonga, ca 3.3 mm longa, 1.1 mm lata, violacea, margine albo-membranacea, glabra vel pilis eis caulis cinformibus sparse obtecta. Petala anguste triangularia, apice rotundata, longe unguiculata, ad 11.5 mm longa, 1.8 mm lata, lilacina. Stamina longa ad 3.8 mm longa, ad trientem connata, antheris 1.3 mm longis, 0.3 mm latis; brevia 3 mm longa antheris 1.5 mm longis, 0.4 mm latis. Antherae virides. Glandulae nectariferae laterales extus et intus apertae. Pedicelli fructiferi oblique sursum directi, ad 1.6 cm longi, 0.4 mm crassi, siliquis tenuiores. Siliquae oblique sursum directae, lineares, teretes, supra semina remota vix inflatae, rectae vel spiraliter convolutae, ad 3.8 cm longae, 1 mm latae, glabrae vel pilis rigidiusculis brevibus rectis oblique sursum directis et minutissimis breviter stipitatis bifurcatis sparse vestitae, septo pellucido. Semina oblonga, 1.5 mm longa, 0.5 mm lata. Embryo notorrhizus.

Typus: Tadzhikistania australis, montes in viciniis pagi Bag; in saxis arenosis rubris ad orientem a pago; ad declivia lapidosa australia, 31 V 1960, № 695, fl. et fr., V. Botschantzev et T. Egorova (LE).

Area geographica. Tadzhikistania.

A. *S. spryginioide* (Botsch. et Vved.) Botsch. foliis pilis bifurcatis majoribus rigidis tectis, floribus minoribus (11.5 mm, nec 13 mm longis), pedicellis fructiferis longioribus et tenuioribus (16 mm, nec 7—9 (10) mm longis), siliquis brevioribus angustioribusque (3.8 cm longis, 1 mm latis, nec 7—7.5 cm longis, 1.3—1.5 mm latis) et seminibus minoribus (1.5 mm longis, 0.5 mm latis, nec 2 mm longis, 1 mm latis) differt.

19. **Strigosella vvedenskyi** Bondar. et Botsch. sp. nova.

Planta annua. Caulis a basi ramosus, foliosus, ad 35 cm altus, in parte inferiore pilis inaequimagnis, stipitatis vel subsessilibus, in ramulos sub angulo obtuso divergentes vel caulis facieisubparallelos bi- rarius tripartitis, raro pilis simplicibus solitariis immixtis vestitus, in partibus media et superiore pilis similibus sub sessilibus sed multo minoribus obtectus vel glaber. Folia basalia 3.5—4 cm longa, 1—1.5 cm lata, ramea manifeste diminuta, ad 10 mm longa, 2—3 mm lata lanceolata ad late lanceolata, margine dentibus paucis acutis parvis praedita, utrinque pilis breviter stipitatis in ramulos sub angulo obtuso divergantes bi-, raro tripartitis, simplicibus immixtis tecta. Sepala oblonga, ca 5 mm longa, 1 mm lata, violacea, margine membranacea, pilis eis caulis similibus parvis tenuibus obtecta. Petala oblonga, apice rotundata, longe unguiculata, ad 14—15 mm longa, 2.5 mm lata, lilacina. Stamina longa ad 6—6.5 mm longa, supra medium connata, antheris ca 2 mm longis, 0.4 mm latis; brevia 5 mm longa, antheris ca 2.5 mm longis, 0.4 mm latis. Antherae virides. Glandulae nectariferae laterales extus apertae. Pedicelli fructiferi 4—6 mm longi, 0.8 mm crassi, siliquis tenuiores, glabri vel sub siliquis tantum vel per totam longitudinem pilosi.

Siliquae patentes, lineares, teretes, supra semina remota inflatae, rectae vel vix arcuatae, ad 8 cm longae, 1—(1.5) mm latae, glabrae vel pilis stipitatis bi- trifurcatis (rarius dentatis), simplicibus immixtis tectae, infra dehiscentes, septo non pellucido. Semina oblonga, teretia ca 1.8 mm longa, 0.8 mm lata. Embryo oblique notorrhitzus.

Typus: Uzbekistania australis, in promontoriis inter oppida Bajssun et Schurczi, in viciniis Sary-kamysch; ad saxa arenosa cinerea destructa, 20 V 1967, № 187, fl. et fr., V. Botschantzev (LE).

Area geographica. Uzbekistania.

A *S. spryginioide* (Botsch. et Vved.) Botsch. foliis pilis sat longe stipitatis bi- trifurcatis tectis, pedicellis fructiferis brevioribus (4—6 mm, nec 7—9 (10) mm longis), sepalis longioribus (ca 5 mm, nec 3 mm longis), staminibus longioribus (6—6.5 мм, nec 3.5—4 mm longis) differt.

A *S. malacotricha* (Botsch. et Vved.) Botsch. pubescentia e pilis inaequimagnis bifurcatis sat longe stipitatis, simplicibus subnullis necnon siliquis longioribus (ad 8 cm, nec 3—4.5 cm longis) differt.

20. **Strigosella spryginioides** (Botsch. et Vved.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia spryginioides* Botsch. et Vved. 1952, Бот. мат. герб. Инст. бот. АН УзССР, 13 : 12. — *Fedtschenkoa spryginioides* (Botsch. et Vved.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 404.

Тип: Ad declivia rubra arenoso-petrosa in angustiis Surchi pr. p. Sina in promontoriis montium Tschulbair, 4 VI 1930, fl. et fr., N. Nikiforova et M. Popov (ТАК, LE).

Распространение. СССР (Узбекистан).

21. **Strigosella grandiflora** (Bunge) Botsch. comb. nova. — *Dontostemon grandiflorus* Bunge, 1848, Arb. Nat. Ver. Riga, 1, 2 : 147; ejusd., 1852, Beitr. Kenntn. Flor Russl.: 25. — *Malcolmia circinata* Hook. f. et Thoms., 1861, Journ. Proc. Linn. Soc. Bot. 5 : 155, p. p. quoad nomen. — *M. bungei* Boiss., 1867, Fl. Orient. 1 : 226. — *Fedtschenkoa turkestanica* Regel et Schmalh., 1881, Изв. Общ. любит. ест. антроп. этногр. 34, 2 : 9. — *Malcolmia grandiflora* (Bunge) Kuntze, 1887, Тр. Петерб. бот. сада 10, 1 : 167. — *M. bucharica* Vass., 1939, Фл. СССР, 8 : 647. — *M. komarovii* Vass., 1945, Рефер. работ учрежд. Отдел. биол. наук АН СССР, 1941—1943 : 7, descr. ross.; он же, 1970, Новости сист. высш. раст. 6 : 107, descr. latin. — *Fedtschenkoa grandiflora* (Bunge) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : : 400. — *F. bucharica* (Vass.) Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 403.

Синтип: An den Quellen von Agatme, zwischen Agatme et Karagata, 14 IV 1842, A. Lehmann; Unweit Tiumen-bai, 21 IV 1842, A. Lehmann; Bei Juss-Chuduk und Bakali, 25 IV 1842, A. Lehmann; An den Granitfelsen bei Bakali, 28 IV 1842, fl. A. Lehmann (LE).

Распространение. Иран, Афганистан, СССР (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Казахстан).

Примечание. *Malcolmia bucharica* и *M. komarovii* были описаны как коротколепестковые виды (лепестки в 2 раза длиннее чашелистиков). Исследование их типов позволило установить, что эти растения были собраны с последними цветками, когда они бывают значительно меньше нормальных. Вместе с тем среди сохранившихся на типовых экземплярах цветков удалось найти и такие цветки, лепестки которых были почти в 3 раза длиннее чашелистиков. Все остальные признаки этих двух типов соответствуют особенностям *Strigosella grandiflora*. Поэтому и *Malcolmia bucharica*, и *M. komarivii* помещены в синонимы *Strigosella grandiflora*. Однако среди материала по *S. grandiflora*, как и у некоторых других длиннолепестковых видов рода, все же иногда встречаются растения с лепестками только в 2.5 раза более длинными, чем чашелистики. Во всем остальном они неотличимы от типичных экземпляров и обычно растут вместе с ними. Такие растения можно рассматривать лишь как мелкоцветковую форму вида.

22. **Strigosella latifolia** Bondar. et Botsch. sp. nova.

Planta annua. Caulis a basi saepius ramosus, ad 40 cm altus, in parte inferiore pilis simplicibus magnis copiosis, minoribus stipitatis in ramulos

sub angulo obtuso divergentes vel caulis faciei subparallelos bipartitis, in parte media et superiore pilis bipartitis copiosioribus, bipartitis dentatis immixtis tectus. Folia basalia petiolata, late lanceolata, apice acuminata, 6—7 cm longa, 2—2.5 cm lata, caulina ovata, ramea manifeste diminuta, omnia acute ac minute dentata, supra pilis stipitatis in ramulos sub angulo obtuso divergentes bipartitis, simplicibus et tripartitis paucis marginibus praecipue immixtis tecta, subtus pilis similibus, simplicibus tantum copiosioribus saepius prope nervum medium praecipue immixtis vestita. Sepala oblonga, 3—4 mm longa, 1 mm lata, viridi-violacea, margine membranacea, pilis bipartitis, simplicibus immixtis sparse tecta. Petala oblonga, apice rotundata, longe unguiculata, ad 15 mm longa, 2.5 mm lata, lilacina. Stamina longa 5—6 mm longa, antheris 1.5—2 mm longis, 0.3 mm latis ad medium fere connata; brevia 4—5 mm longa, antheris 1.5 mm longis, 0.3 mm latis. Antherae virides. Glandulae nectariferae laterales extus et intus apertae. Pedicelli fructiferi 3—4 mm longi, 1 mm crassi, siliquis tenuiores, pilis eis caulis similibus obtecti, vel glabri, sub siliqua tantum pilosi. Siliquae maturae patentes, lineares, planae, supra semina inflatae, arcuatae, ad 6—6.5 cm longae, 2 mm latae, pilis simplicibus et bifurcatis inaequimagnis stipitatis obtectae vel glabrae, supra dehiscentes?, septo pellucido. Semina ovalia, plano-convexa, ca .1.5 mm longa, 1.2 mm lata. Embryo oblique notorrhizus.

T y p u s: Tadzhikistania australis, loca fl. Vachsch a dextra adjacentia, 23 km infra pagum Kyzyl-kala, promontoria Ak-Dzhar, 500 m s. m. Ad saxa arenosa griseis destructa, in calligoneto salsoloso-zygophylloso, 12 IV 1965, № 82, fl. Ju. Soskov et Z. Mironova (LE).

P a r a t y p u s: Tadzhikistania australis, montes Kyz-imczek, inter fl. Vachsch et pagum Kabadian, ad argillas virides prope viam lapidibus stratam, 16 V 1960, № 142, fr., V. Botschantzev et T. Egorova (LE).

A r e a g e o g r a p h i c a. Tadzhikistania.

A *S. grandiflora* (Bunge) Botsch. foliis caulinis ovatis pilis bifurcatis longius stipitatis obsitis, caule in parte inferiore pilis simplicibus et bifurcatis copiosis tecto, nec non siliqua 1.5—2 mm, nec 1 mm lata differt.

23. **Strigosella turkestanica** (Litv.) Botsch. comb. nova. — *Malcolmia bungei* Boiss. var. *lasiocarpa* Regel, 1870, Bull. Soc. Nat. Moscou, 43, 2 : 271. — *M. bungei* Boiss. var. *macrantha* Regel, 1870, Bull. Soc. Nat. Moscou, 43, 2 : 271. — *M. turkestanica* Litv. 1902, Герб. Русск. Флоры, 21 : № 1005; он же, 1902, Список раст. Герб. Русск. Флоры, 4 : 32. — *Fedtschenkoa turkestanica* auct. non Regel et Schmalh.: Dvořák, 1970, Feddes Repert. 81, 6—7 : 400.

Т и п: Туркестан. Ферганская обл. Ошск. у. На степи между Ходжеватом и Ошем, 17 V 1900, № 1005, цв. и пл. Д. Литвинов и В. Траншель (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран, Афганистан, СССР (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, Казахстан).

ЛИТЕРАТУРА

B a l l P. W. (1963). A review of *Malcolmia maritima* and allied species. Feddes Repert., 68, 3 : 179—186. — B o i s s i e r E. (1853). Diagnoses plantarum novarum praesertim orientalium nonnullis europaeis boreali-africanisque additis, ser. 2, 1 : 22. — B o i s s i e r E. (1867). Flora orientalis, 1 : 156—157, 221—230. — B r o w n R. (1812). *Malcolmia* R. Br. In W. T. Aiton, Hortus kewensis, ed. 2, 4 : 121—122. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1939). Род *Malcolmia* R. Br. Флора СССР, 8 : 273—284. — H o o k e r J. D. a. T. T h o m s o n. (1861). Praecursores ad floram Indicam. *Cruciferae*. J. Proc. Linn. Soc. Bot., 5 : 155—156. — D v o ř á k F. (1970). Study of the characters of the genus *Malcolmia* R. Br. Feddes Repert., 81, 6—7 : 387—416. — P o m e l A. (1874). Nouveaux matériaux pour la flore atlantique, 1 : 226. — R e g e l E. (1881). Discriptiones plantarum novarum rariorumque a cl. Olga Fedtschenko in Turkestania nec non

in Kokania lectarum. Изв. Общ. любит. ест. антроп. этногр., 34, 2 : 8—9. — Schulz O. E. (1924). *Sisymbrieae*. In : A. Engler, Das Pflanzenreich, 86 (IV, 105) : 213—226.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 IX 1971).

SUMMARY

The genus *Strigosella* Boiss. (fam. *Cruciferae*) is reconstructed in the article. Formerly it was considered to be a synonym of genus *Malcolmia* R. Br. The composition of genus *Strigosella* includes 23 species (20 species formerly entering genus *Malcolmia* and three new species). Besides the article gives a verified description of the genus *Strigosella*, its difference from the genus *Malcolmia* s. str., a key for determination of species, pertaining to the genus *Strigosella* and enumeration of these species with their synonyms and necessary literary sources. Then types of species and systematic geographical distribution of each species of the genus are given. The genus *Strigosella* is devided into 3 sections and 2 subsections. *Fedtschenkoa* Regel is placed in synonymes of the genus. Genus *Strigosella* is spread from South Europe and North Africa to Mongolia, Central China and Tibet.

УДК 582 : 001.4 : 582.671.1

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ ПРЕДКОВЫХ ФОРМ *EURYALE*

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

P. I. DOROFEEV. TO THE TAXONOMY OF THE EURYALE ANCESTRAL FORMS

Исследованиями установлено, что неогеновые семена, ранее относившиеся к *Euryale*, и современные семена этого рода имеют существенные морфологические и анатомические различия. По семенам из неогена СССР описано 3 вымерших рода — *Irtyshenia*, *Pseudoeuryale* и *Palaeoeuryale*. Это не настоящие *Euryale*, а вымершие эвриалообразные. Группа эвриалообразных сравнительно молодая, неогеновая, вышла она из палеогеновой группы викториеобразных, была широко распространена в Северной Евразии и в основном вымерла к концу плиоцена. Дана сравнительная морфолого-анатомическая характеристика вымерших и близких к ним современных родов нимфейных и ключ для их определения.

В третичных отложениях Северной Евразии часто встречаются довольно странные семена каких-то нимфейных. По некоторому сходству с современными семенами *Euryale*, *Nuphar* и *Brasenia* их относили к вымершим видам этих родов. Наблюдения, однако, показали, что в большинстве случаев сходство ископаемых семян с современными этих родов — самое общее, а в действительности в третичной флоре было несколько вымерших родов, лишь чем-то близких к названным современным. Ревизию ископаемых нимфейных начал Ш. Мики, описавший из неогена Японии род *Eoeuryale* Miki (1960). В этой же работе он дал сравнительно-морфологическую характеристику всех известных ему нимфейных. Позднее семена *Eoeuryale* были описаны из неогена Сибири и Молдавии (Дорофеев и Негру, 1970). При просмотре палеоботанических коллекций СССР и частично Западной Европы нами установлено, что *Eoeuryale* и другие вымершие роды нимфейных были широко распространены в третичных отложениях от Голландии до Японии.

В отложениях палеогена представлены очень архаичные роды, сильно отличающиеся от современных. Но часть их имеет сходство в ряде признаков с современным тропическим родом *Victoria*. Это родство естественно, так как в палеогене тропическая флора была значительно шире распространена по сравнению с современной, и в ней возникли, а затем широко расселились за ее пределы и долго там процветали своеобразные роды, сохранившиеся даже в Сибири до миоцена. По сходству с *Victoria* эту группу я называю викториеобразными, не придавая этому названию таксономического значения. Возможно, что это таксон в пределах семейства, но, быть может, и особое семейство; во всем этом, как и в систематике сем. *Nymphaeaceae*, сборность которого очевидна, еще надо разобраться.

В неогеновых отложениях Северной Евразии широко распространены семена другой группы, которые были описаны как вымершие виды рода *Euryale*. Эволюционно эта группа более продвинута, а географически приурочена к умеренным лесным флорам, сменившим флоры теплоумеренные или субтропические, процветавшие на той же территории в палеогене. Наблюдения показывают, что и в этой группе было несколько родов и все

они — еще не настоящие эвриалы, а какие-то вымершие эвриалообразные, в разной степени близкие к современной *Euryale*. Основная часть группы вымерла в Северной Евразии к концу плиоцена, но отдельные ее представители сохранились до плейстоцена и известны пока только у нас из миндель-рисских отложений г. Чекалина (бывш. г. Лихвина) на Оке в Тульской области.

Группы викториеобразных и эвриалообразных в целом мало сходны, но крайние формы этих групп сближаются промежуточными. Несомненна и производность эвриалообразных от викториеобразных.

История нимфейных несомненно длинна и, возможно, уходит в меловое время, так как с начала палеогена уже имелись достаточно обособленные, но лишь предковые группы, частично тяготеющие к какому-то одному современному роду, частично сохраняющие черты других родов, современных или вымерших. Группа *Nuphar* развивалась обособленно, начиная с эоцена широко распространена в олигоцене и миоцене в Европе

	Victoria	Eoeuryale	Jrtyshenia	Pseudoeuryale	Palaeoeuryale	Euryale
Крышечки						
Клетки поверхности						
Спермодерма						

Рис. 1. Сравнительная характеристика морфологии и анатомии семян некоторых современных и ископаемых родов нимфейных.

и Сибири, сохранилась в Европе до плиоцена, но все это были лишь близкие формы, а настоящие *Nuphar* появляются только в плиоцене. Но при всей кажущейся обособленности группы *Nuphar* во внешнем облике некоторых эвриалообразных (*Pseudoeuryale*) есть отдельные черты общего плана, сближающие эту группу с *Nuphar*, что свидетельствует об их родстве и далеких общих предках. Вполне оформленные *Nymphaea* известны в Европе и Сибири с миоцена. Более же ранние находки, начиная от эоцена, сомнительны и скорее относятся к какой-то боковой ветви предковых форм бразений, к которым настоящие *Nymphaea* ближе, чем к *Nuphar*.

Генеральных признаков анатомии и морфологии семян у всех нимфейных не так уж много, но изменчивость деталей велика. Изменения происходили неравномерно: что-то появлялось, что-то исчезало, что-то задерживалось в развитии, что-то опережало. В результате главные признаки и детали сложно комбинировались, хотя каждый новый род чем-то кого-то имитировал, а в чем-то был самобытным. Смены родов происходили геологически сравнительно быстро, но у каждого рода был длинный ряд предшественников, и семейство нимфейных в целом еще недавно имело совсем другой состав. Современные роды нимфейных дифференцированы резко, так как промежуточные формы, связывавшие их, давно вымерли, хотя какие-то черты древних родов, иногда только какие-то детали, повторяются и у ныне живущих, и этими-то чертами объединяются не только роды сем. *Nymphaeaceae*, но и *Cabombaceae*, и даже как будто особняком стоящий *Nelumbo*, выделяемый в особый порядок.

В предлагаемой работе рассматриваются вымершие роды из группы эвриалообразных: *Irtyshenia*, *Pseudoeuryale* и *Palaeoeuryale*. Диагнозы новых родов даны в описаниях, а также в ключе. Кроме того, на схеме

(рис. 1) сравниваются морфологические и анатомические признаки новых и близких к ним родов.

Наиболее архаичен род *Irtyshenia*. Он имеет еще много общего с викториеобразными, в частности с поздними *Eoeuryale*, но у него впервые появляются признаки, характерные для ранних представителей группы эвриалообразных. Широко распространенный и полиморфный род *Pseudoeuryale* по морфологии семян сходен с *Euryale*, хотя заметно отличается по строению их поверхности. В анатомии же его кожуры много своеобразного, в общем плане напоминающего *Nuphar*, поэтому данный род скорее всего представляет какую-то слепую ветвь вымерших эвриалообразных. Род *Palaeoeuryale* в целом наиболее близок к современному *Euryale*. Тип этого рода — миоценовая *Palaeoeuryale sukaczevii* (Dorof.) Dorof. — сильно отличается от современной *Euryale ferox* Salisb. Плиоценовые же и плейстоценовые семена к современным семенам *Euryale ferox* близки, но в анатомии их кожуры больше признаков типа рода; поэтому они отнесены к роду *Palaeoeuryale*, хотя граница межу *Palaeoeuryale* и *Euryale*, очевидно, еще долго будет оставаться спорной. Все палеоэвриалы Европы, Кавказа и Сибири бесследно вымерли, а современная *Euryale ferox* скорее отошла от каких-то особых восточноазиатских палеоэвриал.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЯН ОПИСЫВАЕМЫХ И БЛИЗКИХ К НИМ РОДОВ

1. Клетки поверхности лопастные . . . . 2.
\+ Клетки без лопастей . . . . 4.
2. Рубчик на крышечке; каймы по краю отверстия нет . . . . . . 3.
\+ Рубчик на границе крышечки и края отверстия; кайма есть . . . . *Irtyshenia* Dorof.
3. Боковые стенки клеток эпидермы равномерно утолщены . . . . *Victoria* Lindl.
\+ Боковые стенки клеток эпидермы сильнее утолщены вверху (антиклинальные склереиды) . . . . *Eoeuryale* Miki.
4. Середины клеток поверхности выпуклые (верхняя стенка клеток эпидермы наружу выгнута) . . . . 5.
\+ Середины клеток поверхности ровные (верхняя стенка клеток эпидермы не выгибается наружу) . . . . *Pseudoeuryale* Dorof.
5. Кайма по краю отверстия есть, иногда узкая; клетки поверхности неправильные; верхняя стенка клеток эпидермы выгнута от краев, иногда несколько отступя, но петлевидный изгиб свободный . . . . *Palaeoeuryale* Dorof.
\+ Каймы нет (редко имеется ее рудимент); клетки поверхности правильные, 6-угольные; изгиб верхней стенки всегда начинается отступя от краев; петля сжатая, иногда уплотненная в линзочку . . . . *Euryale* Salisb.

Irtyshenia Dorof. gen. n.

Тип рода — *I. Tenuicostata* (Dorof.) Dorof. В роде один вид

Irtyshenia tenuicostata (Dorof.) Dorof. comb. n.

Табл. I* *1—3*; II, *1*; рис. 2, *2*

Euryale tenuicostata, Дорофеев 1959, Палеонт. ж., 2 : 130, табл. 9, *32*, *33*; рис. 2, *2*; Дорофеев 1962, Докл. АН СССР, 145, 2: рис. 1, *24*; Дорофеев 1963, Трет. фл. Зап. Сиб.: 176, табл. 28, *1—4*, *6*, *7*; Дорофеев 1966, Бот. ж., 51, 10: табл. 2, *20*, *21*.

Голотип — семя из верхнего миоцена дер. Лежанки на Иртыше, Омская обл., БИН, № 521-20, табл. I, *3*.

* Табл. I и II см. в конце номера.

Семена 4.1—7.0×3.0—6.3 мм. Верхушка выпуклая. Крышечка небольшая. Рубчик расположен на границе крышечки и края отверстия, бо́льшая его часть лежит то на крышечке, то за ее пределами. Кайма широкая, клетки продолговатые, изогнутые, с небольшими лопастями. Поверхность семени ровная или от усыхания морщинистая, клетки крупные, коротколопастные. Кожура тонкая. Эпидерма из прямоугольных клеток с почти всегда равномерно утолщенными стенками; редко боковые стенки кверху утолщены несколько сильнее, по типу *Eoeuryale* (Miki, 1960; Дорофеев и Негру, 1970); верхняя стенка ровная. Паренхима маломощная, всего 10—15 рядов клеток, рыхлая, очень сходная с таковой *Eoeuryale*.

Ни один современный род нимфейных не имеет таких семян: рубчик на границе крышечки и края отверстия, широкая кайма, лопастные клетки поверхности. Из современных наиболее близок род *Victoria*, семена которого без каймы, клетки поверхности глубоколопастные с зубчиками, но эпидерма другого типа. Из ископаемых к *Irtyshenia* ближе всего *Eoeuryale*, но семена последнего без каймы, клетки поверхности глубоколопастные, эпидерма из антиклинальных склереид. У семян рода *Pseudoeuryale* не всегда имеется кайма, клетки поверхности без лопастей, клетки эпидермы квадратные или прямоугольные, но с более мощными и иного типа вторичными утолщениями. У семян *Palaeoeuryale* клетки поверхности изодиаметричные, без лопастей, середины их выпуклые, верхняя стенка эпидермы наружу выгнута.



Pseudoeuryale Dorof. gen. n.

Семена яйцевидные, правильные. Кайма широкая или узкая, иногда отсутствует. Рубчик небольшой, расположен рядом с крышечкой, или большой, отделенный от крышечки перемычкой. Клетки поверхности мелкие, округломногоугольные, середины их ровные. Клетки эпидермы мелкие, прямоугольные или квадратные, верхняя стенка ровная. Паренхима мощная, рыхлая. Тип рода — *P. dravertii* Dorof. В роде 4 вида.

Внешне семена этого рода близки к *Euryale*, но их поверхность ровная, ячеистая, а у *Euryale* в середине каждой клетки имеется бугорок. Эпидерма этого рода (на срезе) низкая, клетки прямоугольные или квадратные, вытянутые в ширину, а у *Palaeoeuryale* и *Euryale* клетки эпидермы прямоугольные, верхняя стенка клетки наружу выгнута и образует свободный (у *Palaeoeuryale*) или крутой, плотно сжатый в линзочку (у *Euryale*) изгиб. По общему типу клетки поверхности и эпидерма *Pseudoeuryale* сходны с таковыми *Nuphar*, но у последнего заметно отличная крышечка, никогда не бывает каймы, поверхность блестящая, а клетки — всегда ячейки, да и спермодерма в целом очень своеобразна.



Pseudoeuryale dravertii Dorof. sp. n.

Табл. I, *4*, *5*; II, *2*; рис. 2, *3*

Голотип — семя из верхнего миоцена дер. Исаковки на Иртыше, Омская область, Бин, № 592-59, табл. I, *5*.

Семена 6—7×4—5 мм, яйцевидные. Отверстие верхушки небольшое. Рубчик небольшой, расположен рядом с крышечкой. Кайма узкая, клетки ее продолговатые, изогнутые, местами с лопастями. Клетки поверхности семени мелкие, округломногоугольные, стенки их ровные или слегка изогнутые. Эпидерма низкая, клетки мелкие, почти квадратные, стенки умеренно утолщенные. Паренхима мощная, рыхлая, клетки ее неправильно-округлые, угловатые, со слабо утолщенными стенками.

Этот вид отличается сравнительно мелкими семенами, узкой каймой, небольшим рубчиком, расположенным рядом с крышечкой, и мелкими клетками кожуры (как эпидермы, так и паренхимы). Название вида дано в честь П. Л. Драверта, известного сибирского натуралиста и поэта.

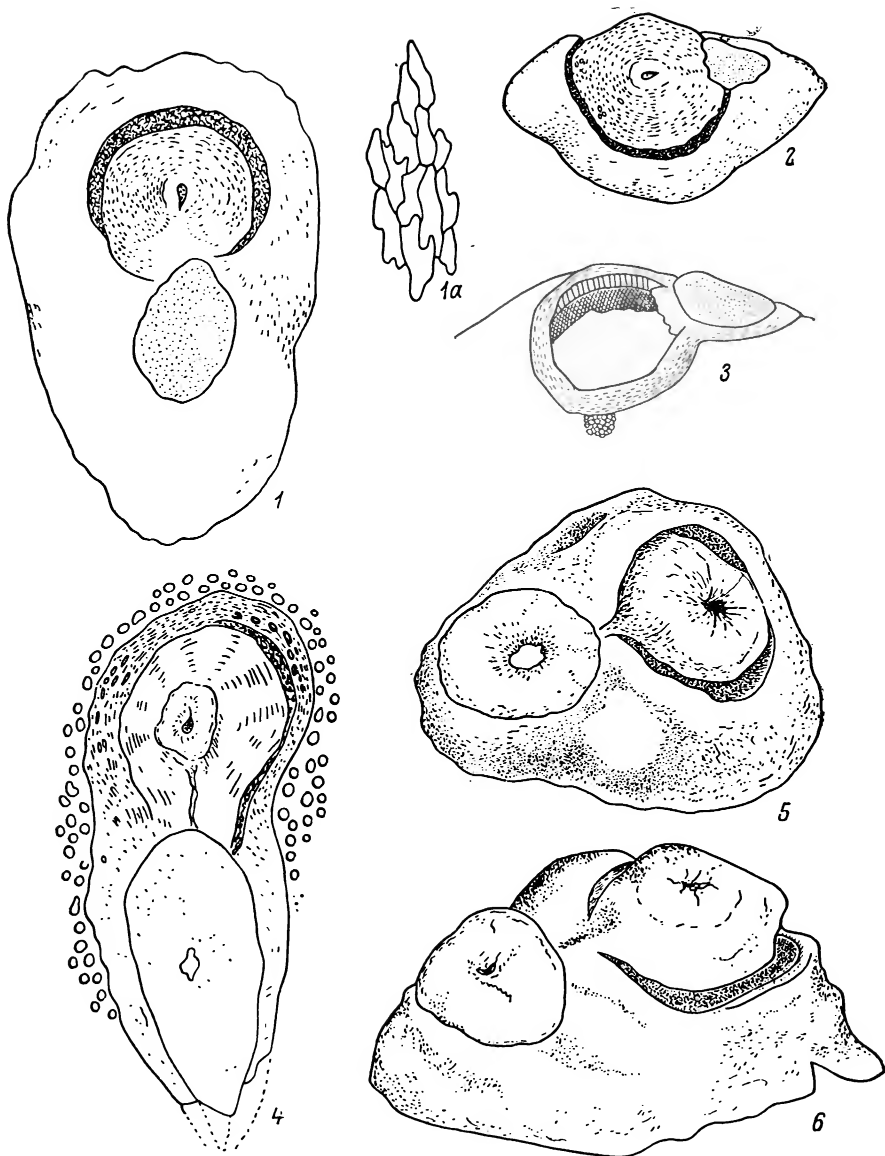


Рис. 2. Крышечки эвриалообразных (увел. 20).

1 — *Palaeoeuryale sukaczevii* (Dorof.) Dorof.; *1a* — клетки каймы; *2* — *Irtyshenia tenuicostata* (Dorof.) Dorof.; *3* — *Pseudoeuryale dravertii* Dorof.; *4* — *Palaeoeuryale caucasica* Dorof.; *5—6* — *Pseudoeuryale tatarica* Dorof. et Kip.; *1, 2* — Лежанка на Иртыше, миоцен; *3* — Исаковка на Иртыше, миоцен; *4* — Адлер, плиоцен; *5, 6* — Новый Мелекень, Татария, плиоцен.

Pseudoeuryale tatarica Dorof. et Kip. sp. n.

Табл. I, *6*; II, *3*; рис. 2, *5*, *6*

Euryale europaea, Н. Я. Кац и С. В. Кац 1961, Докл. АН СССР, 136, 1 : 206—208, рис. 1, *1—6*.

Голотип — семя из плиоцена дер. Новый Мелекень, Татария, коллекция М. Г. Кипиани, БИН, № 571-1, табл. I, *6*.

Семена 9—12×6—9 мм, яйцевидные. Рубчик большой, расположен рядом с крышечкой или отделен от нее перемычкой. Кайма широкая, клетки ее 4—6-угольные, вытянутые, стенки прямые или слабо изогнуты. Клетки поверхности мелкие, округломногоугольные, стенки их прямые, неодинаковые по высоте, середины ровные или запавшие. Клетки эпи-

дермы прямоугольные или чаще квадратные, стенки равномерно утолщенные, верхняя стенка ровная или слегка вогнутая. Паренхима мощная, рыхлая, клетки крупные, неправильноокруглые, стенки утолщены слабо; нижние ряды сильно сплюснуты.

Семена этого вида крупнее, чем у предыдущего, кайма у них широкая, рубчик крупнее и более смещен вниз. Спермодерма этого вида более сходна с таковой *P. dravertii*, но все клетки крупнее. Семена из этого же обнажения Н. Я. и С. В. Кац (1961) отнесли к *Euryale europaea* C. et E. M. Reid. Тип последнего происходит из плиоцена Тегелена в Голландии (Reid, 1907, p. 15, pl. 1, fig. 12—17). Однако название голландского вида «*europaea*» было изменено самими авторами на «*limburgensis*» (Reid, 1910, p. 195, pl. 1, fig. 6; 1915, p. 87, pl. 7, fig. 14), потому что несколькими месяцами раньше название «*europaea*» было использовано К. Вебером, описавшим *Euryale europaea* Weber (1907) из миндель-рисских отложений г. Чекалина на Оке Тульской области. Судя по описаниям супругов Рид, изображениям в их работе и по самим семенам из коллекции Штоллера (J. Stoller), которые я видел, лимбургский вид очень своеобразен и безусловно особый. Семена этого вида крупные, толстые, правильные, рубчик большой, расположен вблизи крышечки, кайма совсем отсутствует, клетки поверхности мелкие, изодиаметричные. Эпидерма (табл. II, *4*) из прямоугольных клеток, стенки значительно утолщены, причем боковые неравномерно, почти по типу *Eoeuryale*, верхняя стенка прямая, без изгиба наружу. Паренхима мощная, клетки ее крупные, неправильно округлые. Наиболее примечательно отсутствие каймы у лимбургского вида, но она узкая и у типа этого рода *Pseudoeuryale dravertii*, хотя у всех видов этого рода верхняя стенка ровная; поэтому и лимбургский вид я отношу к роду *Pseudoeuryale*, предлагая новую комбинацию: *P. limburgensis* (C. et E. M. Reid) Dorof. comb. n.

В миндель-рисских отложениях г. Чекалина на Оке, как показали новые сборы, представлено несколько эвриалообразных, заметно различающихся по анатомии кожуры и по деталям морфологии. Семя, посланное В. Н. Сукачевым К. Веберу и описанное как *Euryale europaea* Weber (1907), имеет мелкие, округломногоугольные клетки поверхности без бугорков в середине, прямоугольные или квадратные, иногда очень широкие клетки эпидермы (табл. II, *6*); их верхняя стенка не выгибается наружу, благодаря чему бугорок на внешней поверхности семени не образуется. Своеобразна у этого вида и очень рыхлая паренхима. В общих чертах спермодерма чекалинского вида сходна с таковой татарского вида и типа рода *P. dravertii*, поэтому и *Euryale europaea*, описанная Вебером, также относится к роду *Pseudoeuryale* и для ее названия предлагается новая комбинация: *P. europaea* (Weber) Dorof. comb. n. Отметим, что и Вебер обратил внимание на значительные различия между современной *Euryale ferox* и плейстоценовой *Euryale europaea* и допускал, что последняя относится к вымершему роду.



Palaeoeuryale Dorof. gen. n.

Семена яйцевидные или эллипсоидальные, у древних видов неправильные с большими отростками в основании, у молодых — правильные. Верхушка выпуклая или у молодых видов слегка вогнутая. Кайма широкая или узкая. Рубчик у древних видов небольшой, расположен рядом с крышечкой, у молодых — большой, отделенный от крышечки перемычкой. Клетки поверхности округломногоугольные, неправильные, середина их ровная или чаще выпуклая. Верхняя стенка клеток эпидермы выгнута наружу от краев или несколько отступя, у молодых видов образуется петлевидный изгиб. Паренхима мощная.

Тип рода — *Palaeoeuryale sukaczevii* (Dorof.) Dorof. В роде известно 2 вида.

В отличие от семян этого рода семена современной *Euryale ferox* правильные, верхушка у них погруженная, рубчик большой, отделенный

от крышечки перемычкой, каймы нет, клетки поверхности семени, в том числе и участков близ крышечки, соответствующих кайме, правильные, в типе 6-угольные; в середине каждой клетки имеется черноватый бугорок, образованный петлевидным изгибом наружу верхней стенки клеток эпидермы, сильно отшнурованным и уплотненным в линзочку (см. табл. I, *10* и табл. II, *8*). Род *Palaeoeuryale* несколько неоднородный, включающий формы миоценовые (тип рода), еще далекие от современной *Euryale ferox*, и формы плиоценовые и плейстоценовые, к современной *Euryale ferox* довольно близкие. Где провести границу между этими родами — сказать еще трудно, так как в общей морфологии семян и в анатомии кожуры плиоценовых и плейстоценовых *Palaeoeuryale* признаки типа рода несколько затушеваны, но не исчезли совсем.

Palaeoeuryale sukaczevii (Dorof.) Dorof. comb. n.

Табл. I, *7*, *8*; II, *7*; рис. 2, *1*

Euryale sukaczevii, Дорофеев, 1959, Палеонт. ж., 2 : 128, табл. 9, *28—31*; рис. 2, *а*, *б*, *в*; Дорофеев, 1962, Докл. АН СССР, 145, 2: рис. 1, *25*; Дорофеев, 1963, Трет. фл. Зап. Сиб.: 176, табл. 28, *8—14*.

Голотип — семя из верхнего миоцена дер. Лежанки на Иртыше, Омская обл., БИН, № 521-19, табл. I, *8*.

Семена 6—12×6—10 мм, яйцевидные, неправильные, в основании с большими отростками. Верхушка выпуклая. Рубчик небольшой, расположен рядом с крышечкой. Кайма широкая, толстая, клетки ее продолговатые с короткими лопастями (рис. 2, *1а*). Клетки поверхности самого семени неправильные, округломногоугольные или удлиненные, стенки их ровные или слегка изогнуты, середины ровные или чаще от самых краев вздутые. Кожура толстая. Клетки эпидермы на срезе прямоугольные, верхняя стенка от краев наружу вздутая, редко еще ровная. Паренхима мощная, клетки крупные, неправильноовальные, залегают рыхло, книзу постепенно мельчают и сжимаются.

У рода еще много архаичных черт, отличающих его от современного *Euryale*: неправильные до монстрозных семена, выпуклая верхушка, небольшие и сближенные крышечка и рубчик, окруженные широкой каймой, продолговатые клетки которой еще сохраняют короткие лопасти; неправильные клетки поверхности, иногда еще ровные, но чаще вздутые на поперечном срезе от самых краев, петлевидного изгиба верхней стенки еще нет. Широкая кайма, небольшой рубчик, лопасти у клеток каймы или изогнутость стенок клеток поверхности сближают этот род с несомненно более древним родом *Irtyshenia*.

Palaeoeuryale caucasica Dorof. sp. n.

Табл. I, *9*; табл. II, *5*; рис. 2, *4*

Голотип — семя из плиоцена левого берега р. Мзымты у г. Адлера, вторая железнодорожная выемка, БИН, № 532-1, [1] табл. I, *9*.

Семена 9.2—10.9×7.3—9.2 мм, эллипсоидальные, правильные. Верхушка выпуклая, иногда с выемкой. Крышечка большая. Рубчик бол шой, расположен рядом с крышечкой или отделен от нее перемычкой. Кайма узкая, местами выклинивающаяся, загнутая на бока впадины; клетки мелкие, продолговатые, ломаные, иногда слегка лопастные. Клетки поверхности 3—6-угольные, неправильные, нередко вытянутые, ровные или выпуклые. Кожура толстая. Клетки эпидермы прямоугольные, регулярные, стенки их утолщены слабо; верхняя стенка выгнута наружу

[1] Семена этого вида найдены среди довоенных палеоботанических коллекций Ботанического института АН СССР. Они были прикреплены к картонке нитками вместе с плодами *Trapa* и шишками *Picea*. На картонке имелась краткая этикетка, подпись — П. П. Ершов и дата — 1941 г.

или от краев, или выгибается только ее середина, образуя едва обособленную петлю; реже стенка ровная. Паренхима мощная из не очень крупных неправильноовальных клеток; верхние 1—2 ряда имеют слабо утолщенные стенки, а в нижних (иногда и во всех) рядах стенки утолщены очень сильно; клетки нижних рядов сильно сплюснуты и даже сплавлены в почти однородную массу, в которой едва различимы небольшие полости.

Внешне семена этого вида близки к семенам *Euryale ferox*, но более продолговаты, имеют узкую кайму, менее правильные клетки поверхности, а верхняя стенка клеток эпидермы имеет более простой изгиб наружу. Признаки типа рода несколько редуцированы, но еще сохраняются. Своеобразна у этого вида и плотная паренхима из неправильноокруглых клеток с сильно утолщенными стенками.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. (1959). О третичной флоре д. Лежанки на Иртыше. Палеонтол. ж., 2. — Дорофеев П. И. (1962). О флорах бещеульской свиты Иртыша. ДАН СССР, 145, 2. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Дорофеев П. И. (1966). О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше. Бот. ж., 51, 10. — Дорофеев П. И. и А. Г. Негру. (1970). О семенах *Eoeuryale* Miki из неогеновых отложений СССР. ДАН СССР, 190, 3. — Кац Н. Я. и С. В. Кац. (1961). Семена *Euryale* из плиоцена Нижней Камы. ДАН СССР, 136, 1. — Miki Sh. (1960). *Nymphaeaceae* remains in Japan, with new fossil genus *Eoeuryale*. J. Inst. Polytechn., ser. D., 11. — Reid C. a. E. M. (1907). The fossil flora of Tegelen-sur-Meuse near Venloo, in the province of Limburg. Verhandl. Akad. Wetensch., 13, 6. — Reid C. a. E. M. (1910). A further investigation of the Pliocene flora of Tegelen. Verhandl. Akad. Wetensch., 19. — Reid C. a. E. M. (1915). The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Mededeel. Rijksopsp. Delfstoffen, 6. — Weber C. A. (1907). *Euryale europaea* nov. sp. foss. Ber. deutsch. Bot. Ges., 25.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 II 1972).

SUMMARY

The seeds of some ancestral forms of *Euryale* from Neogene of the U. S.S.R. have been investigated. The three new genera — *Irtyshenia*, *Pseudoeuryale* and *Palaeoeuryale* are described. Key to those fossil and closest now existing genera (on page 1049) and comparative characteristics of operculum, epidermal cells and spermoderma (fig. 1) are given.

УДК 582.632.1 : 634.998 (571.66)

В. А. Алексеев и В. А. Шамшин

ОБ ЭКОЛОГИИ И СТРУКТУРЕ КАМЕННОБЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ КАМЧАТКИ

С 5 рисунками

V. A. ALEXEJEV AND V. A. SHAMSHIN. ON THE STRUCTURE AND ECOLOGY OF STONE-BIRCH FORESTS OF KAMTCHATKA

В статье приводятся новые данные по биологии каменной березы, строению образуемых ею сообществ и некоторым режимам их среды. Рассматривается специфика лесовозобновительного процесса, причины габитуальных особенностей березы и редкоствольности древостоев. Показано, что степень фитоценотических взаимосвязей между надземными частями деревьев в каменноберезовых сообществах значительно слабее, чем в обычных лесах.

Сообщества каменной березы *Betula ermanii* Cham., основного лесообразователя Камчатки, занимают 5.6 млн га, или 71.5% лесопокрытой площади полуострова (без учета стлаников). За исключением заболоченных пространств Западно-Камчатской низменности и «острова хвойных лесов» в Центральной Камчатской депрессии каменноберезняки в виде рощ, куртин и сплошных массивов встречаются на полуострове повсеместно, немного не доходя до мыса Лопатка на юге и исчезая на заболоченной равнине Рекинникского дола на севере Камчатки. Среди факторов, из которых каждый в отдельности ограничивает возможность существования березы Эрмана, отмечались низкие температуры воздуха в период вегетации (Шамшин, 1970), избыточная увлажненность и заболоченность почв (Исаченко и Лукичева, 1956), сухость воздуха (Толмачев, 1956; Елагин, 1963). Отмечалась также необходимость в достаточно мощном снеговом покрове, сдерживающем глубокое промерзание почвы (Работнов, 1936; Толмачев, 1956; Исаченко и Лукичева, 1956). Являясь «. . . наиболее северным типом приокеанических мезофильных лесов, связанных с летнехолодным влажным климатом. . .» (Васильев, 1947 : 61), каменноберезовые сообщества представляют собой совершенно уникальное образование, отличающееся от других лесных формаций многими и многими чертами. Характернейшими физиономическими особенностями каменноберезняков, неоднократно подчеркивавшимися исследователями Камчатки, является своеобразие габитуса деревьев, разреженность древесного яруса, прозрачность полога древостоев, мощное развитие травяного покрова и почти полное отсутствие подроста. Эти черты сообществ, флористический состав и типология каменноберезняков достаточно хорошо показаны в трудах В. Л. Комарова (1912, 1927, 1929, 1940), Хультена (Hultén, 1928), Н. В. Павлова (1936), С. Ю. Липшица (Липшиц и Ливеровский, 1937), А. Л. Биркенгофа (1938), В. Н. Васильева (1941) и других исследователей.

В литературе не раз обсуждался вопрос о причинах своеобразия морфологического облика каменной березы и сообществ в целом, однако высказывавшиеся точки зрения недостаточно убедительны (Турков и Шамшин, 1963).

Публикации последних лет (Елагин, 1963; Турков и Шамшин, 1963; Ефремов, 1965, 1969; Шамшин, 1969, 1970, 1972; Алексеев, 1971; Алексеев

и др., 1971) и полученные авторами статьи новые данные о биологии каменной березы и некоторых режимах среды в образуемых ею лесах позволяют вновь возвратиться к обсуждению этой интересной и далеко не решенной проблемы.

Среди причин, вызывающих кривизну и извилистость ствола и ветвей, раскидистость и ажурность крон, назывались: влияние мощного снежного покрова и ветра (Стариков, Дьяконов, 1954; Елагин, 1963), рыхлость почвообразующей породы и дополнительное воздействие ветра (Чижиков, 1951), «тяжелый, бессолнечный климат» (Павлов, 1936), совместное действие двух последних причин (Елагин, 1963) и одностороннее освещение на склонах (Елагин, 1963). Редкостойность древостоев связывалась с нехваткой лучистой энергии для фотосинтеза, усугубленной малым плодородием почв (Павлов, 1936).

Можно согласиться с тем, что на крутых склонах механическое воздействие сползающих при подтаивании масс снега вызывает изгиб нижней части молодых стволиков; сходный эффект дает одностороннее освещение на склонах; несомненное влияние оказывает ветер, особенно в южной части полуострова, где часто штормовая погода; в каких-то условиях может оказаться значимой даже слабая связность почвенных частиц. Однако общие габитуальные особенности этого чрезвычайно пластичного в отношении жизненной формы вида — низкоствольность, раскидистость кроны — сохраняются и на равнинных местоположениях безветренных районов, где не могут сказаться перечисленные факторы. Не объясняют они и редкого стояния деревьев лесообразователя.

Наиболее интересную гипотезу высказывает Н. В. Павлов, объясняющий облик каменной березы адаптационными сдвигами в процессе длительного приспособления растения к радиационному климату Камчатки. Он пишет: «. . . лишь период развертывания листьев и цветения березы падает на мало-мальски сухое и солнечное время (июнь). Далее же, с начала июля, начинается преобладание дождей, облачности, туманов и «буса». Даже бездождные дни обычно лишены солнца, и фотосинтез растения до самого листопада протекает в рассеянном и чрезвычайно ослабленном толстым облачным покровом свете. Поэтому то, что с течением времени растение приняло свой характерный вид с извилистым искривленным стволом и ветвями, а также раскидистой и разреженной по общей форме и расположению листьев кроной является совершенно ясным и неоспоримым функциональным приспособлением. Несомненно, по той же причине приспособления к климату, корректируемой еще слабым плодородием почв, образуется и разреженное стояние деревьев, лишь таким путем достигающих потребной нормы освещения» (Павлов, 1936 : 131).

Климат Камчатки действительно выделяется своей облачностью, особенно на западном побережье и в южной части полуострова, хотя и не в такой степени, как это можно представить из цитированных выше строк. По данным актинометрических станций, возможный приход прямой радиации [1] снижен на Камчатке в 3 раза (у мыса Лопатка в 5), тогда как на большей части лесных территорий СССР только в 2. Увеличение числа дней с облачностью и туманами и, следовательно, с более низкой интенсивностью интегральной радиации (ИНТ) в известной степени компенсируется большим содержанием в ней фотосинтетически активной радиации (ФАР). Непосредственные измерения, выполненные в 1967 г. в районе Паратунки и Козыревска при помощи фитопиранометра Б. П. Козырева (1968), показали, что при сплошной облачности содержание ФАР в ИНТ составляет в среднем 61% (с колебаниями от 55 до 63%), тогда как в ясную погоду при высотах солнца 30—55° доля ФАР в суммарной ИНТ равна в среднем 45—46% (пределы варьирования 43—48%). Эти данные не отличаются сколько-нибудь значительно от полученных в других районах страны (Тооминг, Нийлиск, 1967).

---

[1] В статье В. А. Алексеева и др. (1971 : 237) по ошибке говорится не о снижении прихода прямой радиации, а о радиации вообще.

Средние многолетние суммы ФАР, рассчитанные для актинометрической станции «Ключи» (56° с. ш.), составляют в мае 7.1, в июне — 7.2, в июле — 7.0 и в августе — 5.5 ккал/см²; это на 5—10% меньше прихода ФАР к пологу наиболее обеспеченных солнечной радиацией материковых лесов тех же широт и значительно выше, чем, например, суммы прихода ФАР в Ленинградской области (Молдау и др., 1963; Ефимова, 1966). Судя по данным других актинометрических станций Камчатки (в заливе Корфа и Петропавловске-Камчатском), радиационный режим вполне благоприятен и в районах, расположенных вне пределов Центральной Камчатской депрессии. Основные особенности «светопользования» растений на Камчатке заключаются не столько в сниженном среднесуточном приходе ФАР, сколько в краткости вегетационного периода, т. е. определяются тепловым режимом территории. Именно по этой причине приход ФАР за лето вблизи Петропавловска-Камчатского (53° с. ш.) совпадает с наблюдаемым на Кольском полуострове, у Полярного круга, а в долине р. Камчатки (пос. Ключи) в 2.4 раза меньше, чем, например, в расположенных севернее районах Прибалтики.

Хотя актинометрические данные заставляют сомневаться в правильности предположения Н. В. Павлова, для окончательного суждения было необходимо провести некоторые исследования в самих каменноберезняках. Наиболее полно нами изучались каменноберезняки кустарниково-разнотравной группы,[1] занимающие центральное, ключевое положение в типологической схеме, разработанной Павловым (1936). Леса этой группы занимают средне- и нижнегорные склоны и увалы с оптимальными климатическими и эдафическими условиями, наиболее распространены на Камчатке и, по единогласному мнению исследователей (Павлов, 1936; Липшиц и Ливеровский, 1937; Васильев, 1941) являются самыми древними сложившимися сообществами на полуострове.

Значимость выдвинутых Павловым предположений оценивалась по нескольким показателям. Прежде всего мы постарались выяснить абсолютные значения площади крон каменной березы и сопоставить их с параметрами этого показателя у других видов берез, растущих в более солнечном климате. Для этой цели в кустарниково-разнотравных каменноберезняках были измерены площади проекций крон у 1172 деревьев разного возраста. Вопреки ожиданиям размеры площадей крон каменной березы оказались меньше, чем у берез секции *Albae*, изучавшихся нами и другими авторами (Березин и др., 1963; Смирнов, 1971) при близких сомкнутостях полога древостоев в южнотаежных и хвойно-широколиственных лесах Западной Сибири и европейской части СССР (рис. 1). Это обстоятельство, очевидно, свидетельствует об отсутствии необходимости в захвате большего пространства для размещения ассимиляционного аппарата особей березы Эрмана и говорит в пользу мнения о достаточном приходе ФАР на Камчатке.

Другим важным показателем является раскидистость кроны. Впечатление о раскидистости кроны создается на основе совместной оценки ширины кроны ($D_{кр}$), ее длины и высоты дерева (H), причем соотношение диаметра кроны и высоты дерева, по-видимому, является главным. Отношение $D_{кр}/H$, которое можно назвать коэффициентом раскидистости кроны, меняется с возрастом дерева и зависит от фитоценотических и экологических условий. В каменноберезняках кустарниково-разнотравной группы коэффициент раскидистости варьирует от 0.22 до 0.35 для деревьев 70 лет и повышается до 0.5—0.6 к 200—300 годам, в каменноберезняках низкотравной группы он может превышать единицу. На обсуждении причин низкоствольности удобнее остановиться несколько позже; здесь лишь отметим, что приземистость дерева при прочих равных условиях связана, как известно, не с недостатком, а с избытком лучистой энергии, получае-

[1] Название группы предложено Д. Ф. Ефремовым (1969) вместо Betuleta herbosa. Основанием для этого послужило постоянное участие в этой группе типов лесов некоторых кустарников (*Lonicera edulus* Turcz., *L. chamissoi* Bunge, *Rosa amblyotis* C. A. Mey. и др.).

мой особью. Важным подтверждением отсутствия критических световых ограничений в пологе каменноберезовых древостоев служит значительное удлинение крон с возрастом деревьев и более низкое по сравнению с молодыми экземплярами положение облиственных ветвей у старых особей; то и другое показано далее в табл. 1 и отражено в результатах массовых замеров при составлении таблиц хода роста каменноберезовых древостоев (Шамшин, 1969). Наконец, непосредственное измерение световых кривых фотосинтеза (рис. 2) также говорит о том, что каменная береза не выделяется исключительным светолюбием; она занимает промежуточное положение среди других камчатских видов, произрастающих в условиях как близкого, так и более ограниченного прихода радиации. Суммируя изложенное, мы приходим к выводу, что своеобразие облика березы и редкоствольность никоим образом не связаны с недостатком современного прихода лучистой энергии на Камчатке.

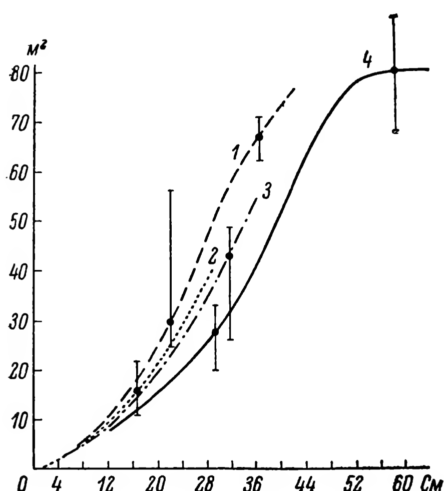


Рис. 1. Площадь проекций крон некоторых видов берез в древостоях с сомкнутостью крон 0.6—0.9.

По оси абсцисс — диаметр ствола на высоте 1.3 (в см); *по оси ординат* — площадь проекции кроны (в м²). *1* — березы бородавчатая и пушистая в древостоях средней тайги (по Смирнову, 1971); *2* — то же, в древостоях широколиственно-еловых лесов (по Смирнову, 1971); *3* — то же, в древостоях южной тайги (Калининская обл., березняки зеленомошной группы); *4* — каменная береза в кустарниково-разнотравных каменноберезняках.

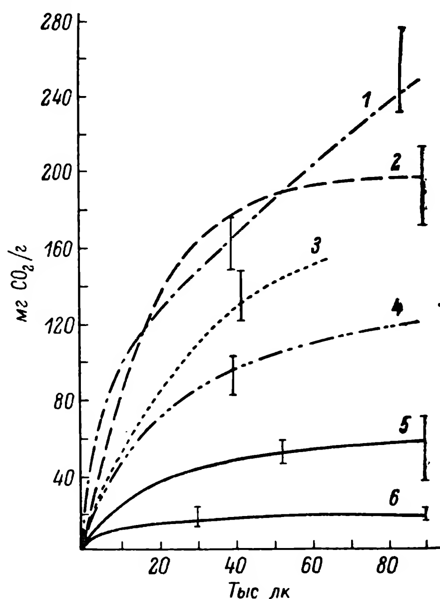


Рис. 2. Световые кривые потенциального фотосинтеза некоторых растений Камчатки (по Алексееву и др., 1971).

По оси абсцисс — освещенность в тыс. лк; *по оси ординат* — фотосинтез в мг CO_2/г сухого веса в час; *1* — крестовник; *2* — лабазник камчатский; *3* — борщевик сладкий; *4* — ольха пушистая; *5* — береза каменная; *6* — вейник Лангсдорфа.

После детальных почвенных исследований (Липшиц и Ливеровский, 1937; Ливеровский, 1959; Зонн и др., 1963; Соколов, 1968) сомнения в низком плодородии почв рассматриваемых типов сообществ, по-видимому, тоже отпали. Косвенным доказательством благополучия в отношении факторов минерального питания может служить мощный многовидовой травяной покров этих каменноберезняков. Для других типов каменноберезовых сообществ условия минерального питания безусловно играют более значительную роль, сказываясь в первую очередь на размерах деревьев.

Чтобы более обоснованно судить о возможных причинах специфического характера каменноберезняков и их лесообразователя, целесообразно на конкретном примере рассмотреть основные черты строения этих сообществ и условий роста образующих их растений. Сплошные перечеты, проведенные на 537 га кустарниково-разнотравных каменноберезняков в различных районах Камчатки (Шамшин, 1972), показали, что на единице площади в среднем произрастает 268 деревьев (коэффициент варьирования числа деревьев ±12.5%). Древостои — абсолютно разновозрастные,

что установлено сплошной рубкой на 7 пробных площадях. Сомкнутость крон древесного яруса составляет 0.6—0.8, редко выходя за эти пределы. Исходя из этих общих данных, невдалеке от пос. Пущино была подобрана достаточно типичная для этой группы лесов пробная площадь. Растительность, почвы и климат района изучены хорошо (Липшиц и Ливеровский, 1937; Ливеровский, 1959; Справочник по климату СССР, 1966—1969) и не нуждаются в дополнительном исследовании.

Климатические условия района весьма благоприятны для Камчатки (данные Гидрометеорологической станции ГМС «Пущино»): продолжительность периода с $t \geqslant +5°$ — 127 дней (с 21 мая по 26 сентября), с $t \geqslant +10°$ — 85 дней (с 12 июня по 6 сентября), средняя продолжительность безморозного периода — 64 дня. Средняя температура воздуха: май — 3.5°, июнь — 10.6°, июль — 14.3°, август — 13.3°, сентябрь — 7.6°. Осадки — 976 мм в год, в том числе в мае — 45 мм, июне — 37 мм, июле — 71 мм, августе — 67 мм. Аналогичный ход имеет и относительная влажность воздуха: в мае она составляет 68%, в июне — 66%, в июле повышается до 77%, в августе — до 81%. Средняя высота снежного покрова — 160 см, сход снега — 30 мая, в лесу — в начале июня. Массовое развертывание листвы каменной березы — первая декада июня, пожелтение — середина сентября. В период вегетации преобладает облачная погода. Солнечное сияние составляет 1/3 от возможного, причем максимумы приходятся на май и сентябрь. Суммы прихода ИНТ (по данным актинометрической станции «Ключи», расположенной на севере Центральной Камчатской депрессии): в мае — 13.8, в июне — 14.1, в июле — 13.7, в августе — 10.9 ккал/см^2; данные по ФАР были приведены выше. Территория относится к районам с тихим ветровым режимом: число дней с сильным, более 15 м/сек., ветром за год равно трем. Таким образом, основные черты климата в районе закладки пробной площади (короткий период вегетации, прерываемый поздними весенними и ранними осенними заморозками, низкие летние температуры, достаточно высокая относительная влажность воздуха, большое количество зимних осадков, препятствующих промерзанию почвы) типичны для каменноберезняков.

Пробная площадь заложена на плоской верхней части пологого увала (IV терраса, по классификации Ю. Я. Ливеровского) на высоте 350 м над ур. м. Почва участка вулканическая, лесная, дерновая, охристо-бурая, легкосуглинистая, на мелкощебенчатом элювии, обладает высокой влагоемкостью и хорошей водопроницаемостью. Тип леса — каменноберезняк кустарниково-папоротниково-разнотравный.

Древостой (табл. 1) из каменной березы, V класса бонитета, абсолютно разновозрастный, средняя высота деревьев 17.0 м (максимальная 22.0 м), средний диаметр стволов на высоте 1.3 м — 32.4 см, сумма площадей сечений деревьев на высоте 1.3 м — 20.7 м^2 (здесь и далее все показатели даны в пересчете на гектар), число деревьев — 262, сомкнутость крон — 0.76. Запас стволовой древесины — 110.7 м^3 (62 тонны абс. сух. веса), ветвей — 68.6 м^3 (38 т), листьев — 2.2 т абс. сух. веса. В период учета (18—23 VII 1971) примерно 20% листьев было уничтожено листоверткой. Плодоношение березы в 1971 г. составило 180 кг, или 275 млн шт. семян на гектар древостоя. Подрост каменной березы — 396 экз. в возрасте от 5 до 60 лет, с высотой стволиков от 0.05 до 8.0 м, приурочен к валежинам. Крупного подроста, от 3 м и выше — 158 шт./га. Примерно 65% всего количества молодых деревцев хорошего роста, со слабо искривленным стволиком, равномерно развитой кроной и нормальным облиствением. В подлеске *Sorbus sambucifolia* Roem., отдельные растения *Lonicera edulis* Turcz., *L. chamissoi* Bunge и *Rosa amblyotis* C. A. Mey. Общая сомкнутость подроста и подлеска достигает 0.1—0.2.

Хорошо развит травяной ярус. Проективное покрытие 100%, высота травостоя в основном 0.9—1.5 м. Фон создают *Cimicifuga simplex* Wormsk. и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. В день описания (16 VIII 1971) *C. simplex* находилась в фазе массового цветения и создавала аспект. В травостое выделяются три подъяруса. I подъярус высотой 110—150 см,

ТАБЛИЦА 1

Некоторые таксационно-лесоводственные показатели древостоя кустарниково-папоротниково-разнотравного каменноберезняка

Показатели	Ступени толщины (см)														Сумма на га
	12	16	20	24	28	32	36	40	44	48	52	56	60	64	
Число деревьев (экз.)	36	30	36	30	26	18	18	16	14	20	6	6	4	2	262
» » (%)	13.7	11.4	13.7	11.4	10.0	6.9	6.9	6.1	5.4	7.6	2.3	2.3	1.5	0.8	100
Возраст (лет)[1]	70	80	100	125	150	175	200	220	240	260	280	300	320	350	—
Средняя высота деревьев	12.2	13.2	14.2	16.0	16.5	17.2	17.7	18.0	18.0	18.1	18.2	18.3	18.4	18.5	—
Средняя длина кроны	4.6	5.6	6.6	8.2	9.1	9.8	10.3	10.7	11.0	11.1	11.3	11.6	12.2	12.6	—
Площадь проекции крон ($м^2$)	250	290	500	530	610	560	680	810	850	1330	410	380	260	140	7600
То же (%)	3.3	3.8	6.6	7.0	8.0	7.4	8.9	10.7	11.2	17.5	5.4	5.0	3.4	1.8	100
Средний диаметр кроны (м)	3.0	3.5	4.2	4.7	5.5	6.3	6.9	8.0	8.8	9.2	9.3	9.0	9.1	9.5	—
Коэффициент раскидистости кроны	0.25	0.27	0.30	0.31	0.33	0.37	0.39	0.44	0.49	0.50	0.51	0.49	0.50	0.51	—

[1] Возраст определен по 5 модельным деревьям с учетом установленной ранее связи его с диаметром (Шамшин, 1972).

ТАБЛИЦА 2

Зависимость между диаметрами стволов и возрастом каменной березы в каменноберезняках кустарниково-разнотравных

Показатель	Ступени толщины (см)												
	12	16	20	24	28	32	36	40	44	48	52	56	60
Число модельных деревьев (экз.)	173	160	153	153	138	116	94	67	45	36	19	13	6
Средний возраст (лет)	68	81	99	127	152	176	199	220	242	262	280	303	319
Коэффициенты вариации (%)	18.6	17.9	19.8	18.4	17.0	18.0	19.0	17.6	16.4	13.4	12.0	9.1	8.6

с проективным покрытием до 60—90%, образуют в основном *Cimicifuga simplex*, *Pteridium aquilinum*, *Lathyrus pilosus* Cham. Во II менее густом подъярусе, высотой 60—80 см, наиболее часто встречаются *Geranium erianthum* DC., *Allium ochotense* Prokh., *A. medeoloides* A. Gray и др. III подъярус, высотой до 40—50 см, образуют наиболее теневыносливые виды: *Majanthemum dilatatum* (Howell.) Nels., *Dryopteris linneana* C. Christ., *Trientalis europaea* L.и др. Видовой состав и обилие травяного яруса: *Cimicifuga simplex* — soc., *Carex accrescens* Ohwi — cop.$_2$, *Majanthemum dilatatum* — cop.$_2$, *Pteridium aquilinum* — cop.$_1$, *Dryopteris linneana* cop.$_1$, *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. — cop.$_1$, *Lathyrus pilosus* — cop.$_1$, *Allium ochotense* — cop.$_1$, *Geranium erianthum* — sp., *Veratrum oxysepalum* Turcz. — sp., *Trientalis europaea* L. — sp., *Allium medeoloides* — sp., *Galium kamtschaticum* Steller — sp., *Cirsium kamtschaticum* Ledeb. — sp., *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop. — sp., *Cacalia hastata* L. — sol., *C. kamtschatica* (Maxim.) Kudo — sol., *Aconitum maximum* Pall. — sol.[1]

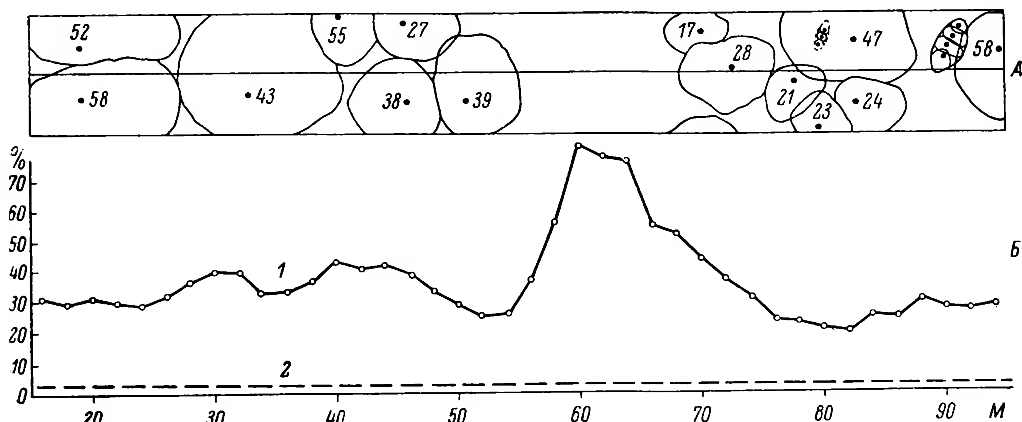


Рис. 3. Световые условия в каменноберезняке кустарниково-папоротниково-разнотравном.

А — проекции площадей крон березы на трансекте через пробную площадь. *Точками* обозначено положение оснований стволов, *цифры* — диаметры стволов в см; *Б* — приход ФАР к кустарниково-травяному ярусу (*1*) и лесной ветоши (*2*) при пасмурной погоде (в процентах к открытому месту). *По оси абсцисс* — длина трансекта в метрах; *по оси ординат* — приход ФАР.

Укосы, сделанные в середине августа на 5-метровых площадках под кронами деревьев и между ними, показали близкие величины запасов фитомассы надземной части растений (на 1-й площадке — 1150 г сырого веса на м^2, на 2-й — 1135, 3-й — 1125, 4-й — 1110, 5-й — 1080). Такое равномерное распределение урожая трав свидетельствует о достаточной выравненности условий почвенного и светового питания в пределах потребностей видов, слагающих травостой.

В облачную погоду, при закрытом солнце, полог описываемого древостоя поглощает в среднем 60% приходящей к нему ФАР, 6% отражает и около 35% пропускает к нижним ярусам. Распределение света по горизонтали ценоза над ярусом трав неравномерно (рис. 3): под кронами освещенность и ФАР составляют 20—30%, между деревьями 30—40%; в окнах, возникших при вывале дерева, пропускание ФАР достигает 60—80% по отношению к открытому месту.

В ясную погоду пропускание суммарной ФАР сквозь полог древостоя зависит от высоты солнца и описывается уравнением:

$$y = ax^2 + bx + c + de^{-kx} = 0.01x^2 - 0.1x + 15 + 13^{-x},$$

[1] Авторы приносят свою признательность К. Д. Степановой, выполнившей описание травяного яруса.

где y — коэффициент пропускания суммарной ФАР в процентах от суммарной ФАР открытого места; x — высота солнца; e — основание натуральных логарифмов; a, b, c, d, k — коэффициенты.

Физический смысл коэффициентов: c — пропускание пологом древостоя рассеянной ФАР при максимальной высоте солнца; $d+c$ — пропускание рассеянной ФАР при нулевой высоте солнца; d, c, k — коэффициенты пропорциональности изменения потока рассеянной ФАР, прошедшей сквозь полог при разных высотах солнца; a и b — коэффициенты пропускания сквозь полог прямых солнечных лучей.

Несмотря на чрезвычайную пестроту световых условий над ярусом трав в каждый момент времени ясной погоды, средние за день дозы радиации выравниваются благодаря перемещению теней вследствие изменения азимута и высоты солнца; в результате световые условия по горизонтали описываемого слоя более выровнены, чем в облачную погоду.

Относительно слабый перехват радиации пологом древостоя объясняется несколькими причинами. К одной из основных следует отнести сравнительно небольшую площадь листьев древостоя. По расчетам, выполненным на основании полного учета листьев на 5 модельных деревьях диаметром от 10.8 до 44.0 см односторонняя площадь листьев древостоя составляет 2.8 га/га. Это не очень большой листовой индекс вообще, но вполне обычный для средних по биологическому возрасту одновозрастных древостоев рода *Betula* (Белов, 1964; Смирнов, 1971); для абсолютно разновозрастных каменноберезняков его можно считать даже высоким. Другой группой причин, обусловливающих слабый перехват пологом ФАР, являются особенности взаиморасположения листьев в кронах и древесном пологе в целом — раскидистость крон, большое количество просветов в них, малая вертикальная сомкнутость крон, отсутствие перекрытий и низкоствольность деревьев. С периода развертывания и до начала пожелтения листвы полог древесного яруса поглощает $1.2 \cdot 10^9$ ккал ФАР/га и создает около 4.0 т абс. сух. вещества надземной фитомассы.

В отличие от рыхлого, разреженного полога древостоя ярус трав поглощает практически всю приходящую к нему ФАР, пропуская к поверхности лесного войлока 1—3% ФАР открытого места. По определениям 1971 г. за 2 месяца вегетации в надземной части травостоя образовалось 2.3 т абс. сух. вещества. К сожалению, в силу методических трудностей не была определена продукция подземных частей сообщества; ее учет, по всей вероятности, еще более сблизил бы соотношение продукции древесного и травяного ярусов. Но даже и без учета прироста подземных органов очевидно, что роль нижних ярусов в создании годичной продукции весьма велика; подобного положения, как ясно из обзоров и монографий по продуктивности растительного покрова (Уткин, 1970; Смирнов, 1971), в других березовых лесах не наблюдалось.

Одна из специфических особенностей каменноберезовых древостоев — их редкоствольность. Понятие редкостойности, которым обычно пользуются при описании любых каменноберезовых сообществ, кажется нам не совсем удачным, поскольку оно обычно ассоциируется с существенной разомкнутостью древесного полога, что характерно для редколесий, но не лесов, хотя бы и весьма своеобразных. Термин «редкоствольность» предпочтительнее, он отражает биологическую сущность старых одновозрастных или абсолютно разновозрастных древостоев — редкое стояние стволов при средней или даже высокой сомкнутости крон. В рассмотренном выше случае 104 дерева на га (от 175 до 350 лет) контролируют более 70% площади, занятой древесным пологом. Доминируя на основной части территории, старые крупномерные деревья определяют облик древостоя и создают впечатление специфичности морфологического облика каменной березы. Между тем в каменноберезовых сообществах имеется некоторое количество особей, габитус которых неотличим от белых берез. Это молодые деревья. Отмечалось и ранее (Павлов, 1936; Елагин, 1963; Турков и Шамшин, 1963), что в молодости каменная береза, особенно при росте в группах или при иных формах бокового притенения, имеет вид строй-

ного деревца с неискривленным или мало искривленным стволом и неширокой ажурной кроной.

Габитус дерева в это время соответствует III возрастному периоду, выделенному И. Г. Серебряковым (1962) для *Betula verrucosa* Ehrh. и *B. pubescens* Ehrh. Дальнейший период, длящийся у каменной березы до 250—300 лет, характеризуется ослаблением моноподиального роста ствола (Турков и Шамшин, 1963), некоторым усилением прироста боковых побегов и образованием ширококронных деревьев, все более отличающихся по форме от белых берез. Кроны взрослых деревьев не перекрывают друг друга. Эту особенность мы приписываем в основном действию охлестывания, создающему за длительный период жизни дерева безопасное взаиморасположение ветвей в пределах кроны и между соседними березами.

В зависимости от условий роста высота взрослых деревьев меняется в каменноберезняках кустарниково-разнотравных от 15 до 22 м. Во всех случаях неразветвленная часть ствола составляет около половины дерева, редко достигая 11 м. Причины ранней потери лидирующей роли верхушки, наблюдаемой в этой группе лесов в 60—100 лет, и перехода к образованию ширококронного дерева таковы. С одной стороны, это близость радиационных условий в окнах и на уровне крон к условиям открытого места (что способствует формированию у подрастающих в материнском древостое берез габитуса отдельно стоящего дерева — с другой), — это те общие факторы, которые (Серебряков, 1962) препятствуют осуществлению деревом непрерывного хода жизненных процессов. Среди них важнейшую роль играют короткий вегетационный период, невысокие летние температуры и заморозки. Дополнительные ограничения накладывают раннелетние засухи, они задерживают рост побегов в длину и усиливают прирост по диаметру (Huikari, Paarlahti, 1968) и конкурентное влияние трав, укорачивающее период роста (Huikari, Paarlahti, 1968). Определенное значение в усилении роста боковых ветвей имеет более благоприятный микроклимат внутри сообщества. Как показали наблюдения на описанной ранее пробной площади, дневная влажность воздуха в лесу была обычно на 8—11% выше, чем над пологом древостоя, градиент вечерне-ночных температур между лесом и открытым местом составлял 1—1.5°. Менее низкие вечерние и ночные температуры в толще сообщества оказывают положительное влияние на рост боковых ветвей, повышенная влажность воздуха снижает их транспирационные расходы и нарушения фотосинтетической деятельности при дефиците влажности. Обращая внимание на роль фитоклимата в формировании габитуса дерева и иных жизненных форм, мы хотели бы подчеркнуть, исходя из общих соображений, что она тем значительнее, чем более ограничивающими являются фоновые условия.

Помимо возрастной специфики особый колорит придают каменной березе кривизна и извилистость ветвей, а в определенных случаях и стволов. Кривизна возникает под совместным или одиночным влиянием причин, вызывающих изменение направления роста органа: в результате действия ветра, одностороннего освещения (на склонах и в равнинных сообществах), отсутствия или наличия свободного пространства для разрастания ветвей в ту или иную сторону и т. п. В отличие от кривизны извилистость ветвей и стволов — следствие многих причин, приводящих к гибели терминальные и боковые почки или отдельные части растений (Норин, 1958; Серебряков, 1962). Извилистость деревьев встречается в каменноберезняках почти повсюду, но ее проявление резко возрастает в ряду: каменноберезняки высокотравные—кустарниково-разнотравные—низкотравные, ближе к высотным границам распространения березы. Некоторые авторы (Серебряков, 1962) считают извилистость стволов характерным признаком субальпийской и субарктической границ лесных формаций. Причины извилистости камчатских каменноберезняков не изучались.

Высокая светопроницаемость древесного полога (рис. 3, 4), достаточные минеральное питание и увлажнение (Липшиц и Ливеровский, 1937; Ливеровский, 1959; Зонн и др., 1963) создают реализуемые во всех случаях предпосылки для развития пышного травяного разнотравья. Пере-

хватывая свет, травяной покров крайне затрудняет возможность семенного возобновления растений, в том числе и каменной березы в этих фитоценозах. Расчеты, выполненные на основании световых кривых фотосинтеза (Алексеев и др., 1971) и сведений о режиме лучистой энергии в ярусе трав, свидетельствуют о том, что при прочих благоприятных условиях из-за недостатка одной лишь лучистой энергии уровень фотосинтеза всходов березы (и большинства других видов) не может превысить 2—6% от максимального. Подобная ассимиляционная деятельность совершенно недостаточна для нормального роста самосева и успешной конкуренции с многолетними травами, быстро развивающими листовую поверхность за счет запасных веществ; естественно поэтому, что вскоре после прорастания семян всходы погибают. Совершенно необходимым условием для возобновления березы под пологом кустарниково-разнотравных и тем более высокотравных каменноберезняков является устранение конкуренции травя-

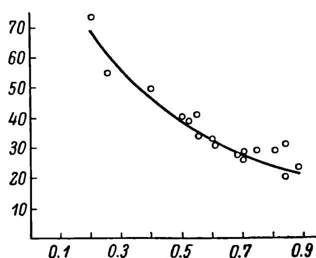


Рис. 4. Пропускание ФАР пологом каменноберезовых древостоев (*ось ординат*) в связи с сомкнутостью крон (*ось абсцисс*) в ясную погоду при высоте Солнца 35° (в процентах к открытому месту).

Каждая точка — среднее из 200—300 отсчетов.

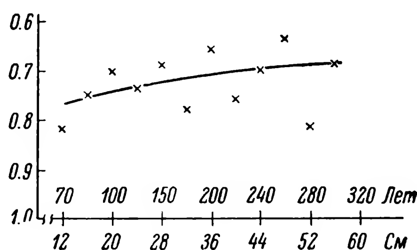


Рис. 5. Влияние фитоценотического фактора на размеры крон каменной березы.

По оси абсцисс — диаметр ствола (в см) и средний возраст (в годах); *по оси ординат* — отношение диаметра крон берез из древостоя к диаметру крон свободно стоящих деревьев.

ного покрова в перехвате ФАР. При отсутствии влияния человека изменение световой обстановки в приземном слое каменноберезняков связано со стихийными явлениями (пожары, пеплопады и т. п.) либо с узко локальными природными процессами (падение отмерших деревьев, повреждение травяного покрова животными), вызывающими образование малых световых ниш. При пожарах, пеплопадах, наблюдаемых довольно редко, возможно массовое появление самосева каменной березы на больших площадях (Чижиков, 1951; Катенин и Шамурин, 1963; Турков и Шамшин, 1963) и, как следствие, возникновение и развитие древостоев с более или менее четко выраженными поколениями или даже одновозрастных в первые сотни лет. При локальных процессах появляется возможность возникновения лишь одиночных особей или небольшой группы их; при этом разновременность отпада деревьев обеспечивает абсолютную разновозрастность древостоя, допуская лишь фрагменты одновозрастных участков леса.

Крайне своеобразен и интересен характер отмирания деревьев, отчасти описанный ранее (Турков и Шамшин, 1963). В 60—80 лет у некоторой части деревьев каменной березы появляются признаки заражения гнилью, вызываемой *Phellinus igniarius* (Fr.) Quél. и *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. В возрасте 160—250 лет пораженность деревьев достигает 100%; гниль распространяется по стволу и ветвям на высоту до 10—13 м, оставляя незатронутыми только периферические части ствола (Шамшин, 1969). По мере старения дерева начинают засыхать и падают отдельные крупные ветви, затем отмирает и разрушается вся крона и на корню остается догнивать часть ствола диаметром 30—70 см. В конце концов под действием ветра валится и эта часть дерева. При ударе о землю склерифицированная кора растрескивается, обнажается готовый для приюта семян трухлявый субстрат разложившейся древесины. В каменноберез-

няках с сомкнутостью полога 0.5—0.8, имеющих высоту 15—17 м, падение одного старого дерева вызывает образование окна, в которое приходит 60—85% света от количества его на открытом месте. Непосредственно над валежиной освещенность несколько ниже, она зависит от диаметра упавшего ствола и степени бокового притенения его травами. Являясь резервуаром влаги и источником питательных веществ, открытые свету гнилые колоды упавших деревьев служат в кустарниково-разнотравных и тем более высокотравных каменноберезняках одним из немногих мест поселения и внедрения в сообщество различных видов растений; хорошо возобновляется здесь и каменная береза. На одном упавшем стволе в первые 10—30 лет можно насчитать несколько десятков всходов и отдельные экземпляры более взрослого подроста березы. По мере зарастания валежины травой основная часть самосева гибнет. Часты случаи гибели и крупного подроста. Причины его отмирания нуждаются в дополнительном исследовании. Можно предполагать, что, избавляясь от светового голодания, выросший на валежине подрост сталкивается через некоторое время с другой проблемой — дефицитом водного и минерального питания, преодолеть который удается лишь особям, чьи корни достаточно быстро проникли сквозь валежину и распространились в толще почвенного слоя; в противном случае наиболее вероятен катастрофический исход. Оставшийся единичный подрост имеет к 30—50 годам высоту от 1—3 до 6—8 м. Различия в высоте, развитости кроны и облиственности особей подроста связаны с влиянием многих факторов; они зависят также от места поселения самосева на валежине и, следовательно, от силы конкуренции с надземной частью травянистой растительности, от размеров и степени разложения валежины, ее контакта с почвой и т. п.

Разновременность и пространственная разобщенность подобных актов восстановления древостоя обеспечивают почти полную их независимость друг от друга; благодаря обилию света над ярусом трав (рис. 3, 4), особенно в окнах после гибели дерева, этот процесс осуществляется при незначительном влиянии полога древостоя на формирование габитуса подрастающих особей. Одним из показателей, иллюстрирующих это положение, может служить отношение диаметра крон деревьев, выросших в древостое ($Д_{кр.\ д.}$), к их диаметру у деревьев равной толщины и близкого возраста на свободе ($Д_{кр.\ с.}$). Чтобы получить такие данные, у 474 берез, растущих отдельно или на опушках каменноберезняков кустарниково-разнотравных, были измерены поперечники крон; средние по ступеням толщины показатели сопоставлены с полученными ранее в древостоях (рис. 1). Величины отношений $Д_{кр.\ д.}/Д_{кр.\ с.}$ (рис. 5) подтверждают мнение о том, что формирующее влияние полога является слабым, особенно для деревьев моложе 100 лет. В дальнейшем, с увеличением возраста, размеров крон и взаимодействия между ними, несколько меняются и отношения $Д_{кр.\ д.}/Д_{кр.\ с.}$, свидетельствуя о некотором возрастании роли фитоценотического фактора в формировании площади крон.

К сожалению, нам неизвестны пределы максимально возможного влияния фитоценотического фактора на размеры крон каменной березы. Судя по глазомерным оценкам, кроны берез в елово-каменноберезовых лесах Камчатки более компактны; если это так, и возможности влияния соседних деревьев на раскидистость крон не исчерпываются коэффициентом 0.64, полученным для одной ступени толщины (рис. 5), то слабость фитоценотических взаимосвязей в кустарниково-разнотравных каменноберезняках Камчатки могла бы быть доказана еще более рельефно, чем на основе имеющихся в нашем распоряжении данных.

Говоря о своеобразии каменноберезняков, нельзя не коснуться взаимоотношений деревьев в зоне корневых систем. По данным Д. Ф. Ефремова (1965), исследовавшего распределение корней березы в кустарниково-разнотравном каменноберезняке, слои почвы до глубины 40—50 см исключительно плотно заселены корнями деревьев и трав, причем площадь питания каждого дерева, по его данным, не перекрывается корнями соседних деревьев. Как указывает автор, «корни первого порядка вы-

ходят за границы проекции кроны и, дойдя до зоны, плотно освоенной корнями соседнего дерева, дробятся на мелкие корешки, отмирают или же возвращаются вновь в зону, освоенную корнями материнского дерева» (Ефремов, 1965 : 531). Если локальное, без перекрытий, распределение корневых систем действительно типично для каменноберезняков (в лесах из *Betula japonica* Sieb., по данным Ефремова, корневые системы деревьев переплетаются), то мы неизбежно должны предположить динамику «захвата и отдачи» площадей питания в различные периоды жизни особей и некоторую вероятность наличия свободных от живых древесных корней участков почвы после гибели дерева. Очевидно, что при этом степень конкурентных отношений деревьев будет различной во времени и пространстве, и, по-видимому, меньшей, чем в сомкнутых одновозрастных древостоях.

Совокупное влияние фитоценотического фактора в подземной и надземной сферах каменноберезняков проявляется и в дифференцированности деревьев по диаметру. Выявление параметров этого показателя, достаточно простое в одновозрастных древостоях, становится здесь чрезвычайно трудоемким, так как требует самостоятельного анализа каждой возрастной группы и обязательного определения возраста каждого дерева. Для приближенного решения задачи мы воспользовались сведениями о взаимосвязях возраста и диаметра стволов на высоте 1.3 м, изучавшихся (Шамшин, 1972) в кустарниково-разнотравных каменноберезняках Петропавловского и Усть-Большерецкого лесхозов. Поскольку приведенные в табл. 2 данные получены на разделенных сотнями километров участках, где условия роста и факторы дифференциации несомненно различаются более сильно, чем в одном конкретном участке фитоценоза, можно было ожидать высоких коэффициентов вариации; изменчивость в 16—19% для данного случая мы оцениваем как низкую. Для сравнения укажем, что, по нашим данным, в одновозрастных южнотаежных березняках (Калининская область, Центрально-лесной заповедник (коэффициенты варьирования диаметра (или, иначе говоря, дифференциация деревьев по толщине) составляют в 90-летнем, начинающем разрушаться березняке-кисличнике 24.1%, а в средневозрастном 32-летнем — 29.9%.

Все сказанное позволяет считать, что встретившее критику образное выражение В. Л. Комарова, назвавшего каменноберезняки «парковыми» лесами (Павлов, 1936), равно как и другие «крамольные» эпитеты в отношении каменноберезняков, имеет под собой вполне реальную основу; степень фитоценотических связей в древостоях этих лесов значительно слабее, чем в типичных лесах. Можно ожидать, что в разомкнутых каменноберезняках, занимающих климатические и эдафические границы распространения вида, эти связи еще менее ощутимы.

Результаты исследования и литературные материалы позволяют сделать следующие выводы. Специфичность каменноберезовых сообществ Камчатки и их лесообразователя зависит от сложного комплекса взаимосвязанных причин, определяемых климатом, эдафическими факторами и связанного с ними долголетия каменной березы. Климатические условия полуострова (прежде всего короткий вегетационный период и низкие летние температуры) ограничивают длительность ассимиляционных и ростовых процессов и не способствуют развитию жизненной формы дерева. Вследствие этого даже на богатых почвах наблюдается медленный рост каменной березы (IV—V классы бонитета) и довольно ранний (имея в виду долголетие породы) переход к образованию ширококронного дерева.

Помимо общих причин ранняя утрата лидирующей роли верхушки связана с просторным стоянием деревьев; с другой стороны, в этом же направлении действуют микроклиматические условия внутри сообщества (влажность воздуха, ночные температуры), более благоприятные для роста, чем вне его. Дополнительное влияние на морфологический

облик каменной березы оказывает ряд перечисленных в тексте частных причин, вызывающих кривизну ветвей и стволов. Извилистость стволов в рассматриваемой категории каменноберезняков распространена незначительно.

При современных эдафо-климатических условиях Камчатки причинами редкоствольности кустарниково-разнотравных и высокотравных каменноберезняков являются: а) долголетие породы и большой возраст особей, контролирующих основную часть площади древостоя; б) регулируемый отпадом стволов локальный характер возобновления березы, обеспечивающий в названных группах типов леса абсолютную разновозрастность древостоя; в) мощное конкурентное влияние хорошо развитого травяного яруса, почти полностью перехватывающего свет и препятствующего появлению подроста в местах с ненарушенным напочвенным покровом; г) комплекс факторов, способствующих усилению раскидистости крон.

Возникновение и устойчивость каменноберезняков, в известной степени противоречащие пионерным свойствам и слабым эдификаторным способностям каменной березы, хорошо объяснил А. Н. Криштофович (1946) ненасыщенностью флоры и ослаблением конкуренции после ухудшения климата и гибели богатой лесной третичной растительности. Эти же условия, а именно климатические ограничения для роста деревьев и отсутствие конкуренции со стороны аналогичных жизненных форм, являются и в современный период гарантиями существования рассматриваемых фитоценозов. Следует учитывать, однако, далеко не полное соответствие условий среды экологическим требованиям березы [1] и сильнейшую конкуренцию травянистой растительности, более соответствующей нынешним климатическим режимам на основной части Камчатки. Нарушение человеком равновесного состояния между компонентами сообществ (рубки, пастьба скота) приведет к существенному изменению процессов, обеспечивающих поддержание структуры парковых каменноберезняков, и может вызвать их деградацию и исчезновение.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. (1971). К режиму углекислоты в некоторых фитоценозах Камчатки. В сб.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, 1. — Алексеев В. А., Д. Ф. Ефремов, В. Л. Морозов, К. Д. Степанова и М. А. Щербова. (1971). Режим солнечной радиации в фитоценозах Камчатки. В сб.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, 1. — Белов С. В. (1964). Количественная оценка гигиенической роли леса и нормы лесов зеленых зон. — Березин А. М., И. А. Трунов и Н. Г. Харин. (1963). Выявление зависимости между диаметрами крон и стволов деревьев. В сб.: Методы дешифрирования лесов по аэроснимкам. — Биркенгоф А. Л. (1938). Леса центральной части полуострова Камчатки. — Васильев В. Н. (1941). Каменная береза (*Betula ermani* Cham. s. l.) (экология и ценология). Бот. ж., 26, 2—3. — Васильев Я. Я. (1947). Камчатская травяно-лиственнолесная область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. — Елагин И. Н. (1963). Эколого-фенологическая характеристика каменноберезовых лесов Центральной Камчатской депрессии. В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. — Ефимова Н. А. (1966). Фотосинтетически активная радиация на территории СССР. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Ефремов Д. Ф. (1965). Корневые системы березы каменной в условиях центральной части Камчатки. В сб. трудов ДальНИИЛХ, 7. — Ефремов Д. Ф. (1969). Леса Камчатки. В кн.: Леса Дальнего Востока. — Зонн С. В., Л. О. Карпачевский, В. В. Стефин. (1963). Лесные почвы полуострова Камчатки и их лесорастительные свойства. Фонды Камчатской лесн. опытн. станц. ДальНИИЛХа. — Исаченко Т. И. и А. Н. Лукичева. (1956). Березовые и осиновые леса. В кн.: Растительный покров СССР. — Кабанов Н. Е. (1969). Леса Камчатской области. В кн.: Леса СССР, 4. — Катенин А. Е. и В. Ф. Шамурин. (1963). Возобновление некоторых древесных и кустарниковых пород на гарях в районе залива Корфа (Корякская земля). Бот. ж., 48, 9. — Козырев Б. П. (1968). Термоэлектрический фитопиранометр с полусферическими фильтрами из стекол БС-8 и КС-19. В сб.: Актинометрия и оптика атмосферы. — Комаров В. Л. (1912). Путешествие по Камчатке. Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. — Комаров В. Л. (1927, 1929). Флора полуострова Камчатки, I и II. —

[1] К этому заключению мы пришли на основе анализа роста каменной березы по вертикальному профилю ее распространения на Камчатке и Сахалине (Толмачев, 1956).

Комаров В. Л. (1940). Ботанический очерк Камчатки. В кн.: Камчатский сборник, 1. — Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. — Ливеровский Ю. А. (1959). Почвы равнин Камчатского полуострова. — Липшиц С. Ю. и Ю. А. Ливеровский. (1937). Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. — Молдау Х., Ю. Росс, Х. Тооминг, И. Ундла. (1963). Географическое распределение фотосинтетически активной радиации на территории европейской части СССР. В сб.: Фотосинтез и вопросы продуктивности. — Норин Б. Н. (1958). К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. В сб.: Растительность крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. — Павлов Н. В. (1936). Березовые леса западного побережья Камчатки. Бюлл. МОИП, нов. сер., XLV, 2. — Работнов Т. А. (1936). Леса из *Betula ermani* Cham. в южной Якутии. Природа, 4. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Смирнов В. В. (1971). Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. — Соколов И. А. (1968). Вулканизм и почвообразование. Автореф. канд. диссерт., М. — Справочник по климату СССР. (1966—1969). 27, I, II (1966), 27, III (1967), 27 V (1969). — Стариков Г. Ф., П. Н. Дьяконов. (1954). Леса полуострова Камчатки. — Толмачев А. И. (1956). Вертикальное распределение растительности на Сахалине. Географич. сборник, VIII. — Тооминг Х., Х. Нийлиск. (1967). Коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР в естественных условиях. В сб.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. — Турков В. Г. и В. А. Шамшин. (1963). Лесоводственно-таксационная характеристика каменноберезняков Камчатки. В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. — Уткин А. И. (1970). Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР. Лесоведение, 3. — Чижиков П. Н. (1951). О березовых лесах юга Камчатки. Бюлл. МОИП, отд. биол., LVI, 4. — Шамшин В. А. (1969). Таблицы для таксации древостоев каменной березы Камчатки, 6. — Шамшин В. А. (1970). Широтное и высотное распространение каменноберезовых лесов на Камчатке. В сб.: Вопросы географии Камчатки, 6. — Шамшин В. А. (1972). Возрастное строение каменноберезовых лесов Камчатки. Тр. ДальНИИЛХа, 12. — Huikari O., K. Paarlahti. (1968). Results of field experiments on the ecology of pine, spruce and birch. Metšäntutkimuslaitoksen julkaisuja, 64. — Hultén E. (1928). Flora of Kamtchatka and the adjacent islands, II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 II 1972).

SUMMARY

The article presents new data on the biology of stone-birch (*Betula ermanii* Cham.), the structure of communities it forms and their phytoclimate. Authors come to conclusion that the contemporary climate of the peninsula does not favour the development of the life form of the tree. Besides climatic reasons the early loss of its role by the leading shoot and low compactness of the crown of stone-birch are due to sparce standing of trees; the microclimatic conditions within the community produce the same effect. The crookedness of the stone-birch trunks and branches is caused by the influence of several factors (wind pressure, one-sided illumination, presence of free space for the growing of branches etc.). It is shown, that the reasons for the wide-apart disposition of trees in stone-birch communities in modern edapho-climatic conditions are: a) the fact that *B. ermanii* is a long living species and most trees are aged greatly, b) the local distribution of seedlings, regulated by timber-fall and leading to uneven aging of stands, c) powerful competative influence of the well developed herbaceous undergrowth, almost completely depriving the young growth of light and preventing rise of seedlings on spots with undisturbed herbaceous cover, d) a complex of factors, favouring the development of wide crowns.

УДК 581.14 : 58 (551.432)

А. А. Малышев

ИЗМЕНЕНИЕ ТЕМПОВ И РИТМОВ РАЗВИТИЯ МНОГОЛЕТНИХ ПОЛИКАРПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНОЙ ВЫСОТЕ В УСЛОВИЯХ ВЛАЖНЫХ ВЫСОКОГОРИЙ

A. A. MALYSHEV. CHANGES IN RATE AND RHYTHMS OF DEVELOPMENT OF PERENNIAL POLYCARPIC PLANTS AT DIFFERENT ALTITUDES IN CONDITIONS OF HUMID HIGH MOUNTAINS

Изучалась перестройка циклов развития многолетних травянистых поликарпических растений при пересадке с одних высотных уровней на другие с С.-В. Алтая и С.-З. Кавказа. Установлено, что культурные и дикорастущие многолетние поликарпические растения приспосабливаются к короткому вегетационному периоду высокогорий путем морфогенетической перестройки своих малых циклов развития. До верхних пределов среднегорной зоны (т. е. до высоты 2000 м на Кавказе и до 1000 м на Алтае) у растений наблюдается такое же число годичных циклов развития у побегов одного поколения, как на равнине. В альпийском поясе или в переходной к нему части субальпийского пояса (2400—2700 м на Кавказе, 1750 м — в Алтае) генеративное развитие растений идет замедленно. У изученных видов побеги здесь имеют дополнительный годичный цикл. Это морфогенетическое замедление онтогенеза обусловливает в то же время возможность ускорения годичных циклов генеративного развития растений. Побеги многолетников в условиях высокогорья в год плодоношения развиваются быстрее, чем в нижних зонах, образуя семена в более ранние сроки. Это объясняется большей сформированностью почек с предыдущей осени и развитием растений в благоприятных условиях при более длительном дне и более интенсивном освещении.

На выдающееся значение горных стран, как своеобразных естественных лабораторий для изучения важнейших биологических проблем, указывали многие исследователи. Широко известны эксперименты по пересадке дикорастущих растений с равнины горы и обратно, с гор на равнину, проведенные в конце прошлого столетия Бонье (Bonnier, 1890, 1895, 1920) в Альпах и Пиренеях и Кернером (1900) в Альпах. Эти опыты послужили стимулом для организации подобных исследований в США (Clements и др., 1937—1938, 1950; Clausen и др., 1940, 1945, 1948).

В наших исследованиях на Северо-Восточном Алтае в 1942—1946 гг. (в районе Телецкого озера) и Северо-Западном Кавказе в 1953—1957 гг. (в районе Теберды) была поставлена следующая задача: выявление закономерностей перестройки циклов развития растений в онтогенезе под влиянием необычных условий в разных поясах влажных высокогорий.

Изучение биологических особенностей дикорастущих растений проводилось нами по высотному профилю, развернутому на Кавказе от 1300 до 3000 м, а на Алтае от 500 до 1800 м (табл. 1).

Опыты заключались в пересадке 8 видов многолетних растений на Алтае с уровней 1750 и 1000 м на высоту 500 м и с последнего уровня на высоту 1000 м. На Кавказе паресадке подвергалось 13 видов многолетников с 5 разных уровней (1330, 1950, 2400, 2700 и 3000 м) на каждый из этих участков (в пределах 1330—2700 м). Мы пересаживали по 20 экземпляров каждого вида с каждого уровня. Злаки при этом клонировались на 4 части и рассаживались на разных уровнях.

ТАБЛИЦА 1

Краткая климатическая характеристика стационаров, расположенных по высотному профилю на Северо-Западном Кавказе и Северо-Восточном Алтае

Кавказ						Алтай					
высота над уровнем моря (в м)	растительный пояс	климатическая зона	сумма температур (выше 10°) за вегетационный период	средняя температура лета (в °C)	продолжительность вегетационного периода (в месяцах)	высота над уровнем моря (в м)	растительный пояс	климатическая зона	сумма температур (выше 10°) за вегетационный период	средняя температура лета (в °C)	продолжительность вегетационного периода (в месяцах)
1330	Лесной	Умеренно теплая	1900	15	5—6	500	Лесной	Умеренно теплая	2000	15.6	5—5.5
1950	Нижний субальпийский	Прохладная	1470	13	5	1000	Горно-таежный	Прохладная	1500	14	4—4.5
2400	Верхний субальпийский	Холодная	600	11	3.5—4.5	1750	Субальпийский	Холодная	700	10.3	2.5—3.5
2700	Нижнеальпийский	Полярная	420	10	3—4	1830	Горнотундровый	Полярная	200	9—8	2—2.5
3000	Верхнеальпийский	Полярная	125	7—9	2.5—3						

Примечание. Годовая сумма осадков на высоте 1300 м (Кавказ) — 700 мм, на высоте 500 м — (Алтай) — 830 мм, на всех других уровнях (Кавказ и Алтай) — свыше 1000 мм.

ТАБЛИЦА 2

Продолжительность фаз развития многолетних поликарпических растений в разных высотных поясах Северо-Западного Кавказа

Вид	Число дней от начала вегетации до														
	колошения (бутонизации)					цветения					созревания				
	высота над ур. м. в метрах														
	1330	1950	2400	2700	3000	1330	1950	2400	2700	3000	1330	1950	2400	2700	3000
Polygonum carneum C. Koch	—	42	23	21	27	—	62	39	36	52	—	—	67	75	83
Scabiosa caucasica M. B.	—	53	24	25	27	—	—	65	65	75	—	131	101	93	Не было
Aetheopappus pulcherrimus (Wild.) Cass.	—	35	24	—	27	—	70	58	58	59	—	—	106	Не было	Не было
Anthemis rudolphiana Fed.	—	44	20	—	21	—	71	50	47	47	—	—	—	—	—
Pulsatilla albana (Stev.) Bercht. et Presl	—	24	5	7	—	—	31	11	14	23	—	—	87	95	104
Muscari racemosum (L.) Mill.	14	7	5	12	—	23	30	12	22	25	—	—	83	83	79
Fritillaria lutea Mill.	—	—	4	5	8	—	19	11	11	11	—	—	80	80	90
Primula ruprechtii Kusn.	—	10	3	4	5	—	29	7	10	15	—	—	60	66	84
Festuca sulcata Hack.	50	51	14	19	23	79	73	55	54	—	122	121	88	93	95
F. varia Haenke	—	51	15	20	22	—	78	45	56	67	—	—	84	88	90
Bromus variegatus M. B.	—	51	15	16	20	—	78	51	54	69	—	—	88	97	96

При изучении биологических особенностей растений выяснилось, что в развитии дикорастущих и культурных многолетников в условиях высокогорий особого различия нет. Различие наблюдалось в развитии однолетних монокарпических и многолетних поликарпических растений, независимо от того дикорастущие они или культурные. Здесь играет роль прежде всего разная продолжительность онтогенеза. Большинство дикорастущих растений, обитающих в горах, являются многолетними поликарпическими растениями, у которых этапы развития циклически повторяются. Таковы же и культурные многолетники, с которыми мы имеем дело, в частности посевные травы.

Изменение развития многолетних поликарпических растений с высотой можно проследить на примере культурной тимофеевки луговой. Посеянная на уровне 1330 и 1950 м, она успевала пройти свой годичный цикл развития от семени до семени в течение одного вегетационного периода. В высокогорной зоне, на уровнях 2400 и 2700 м, тимофеевка завершала свое развитие и образовывала семена только за два вегетационных периода. Перенесенная в начале вегетации второго года (в вазоне) с уровня 1330 м на высоту 2400 м, она выколосилась там на 9—14 дней позже, чем тимофеевка, выросшая из семян на уровне 2400 м в предыдущем году. В последнем случае там выколосилось первое поколение побегов, а у перенесенных снизу растений — второе.

Аналогично вели себя при посеве семенами и дикорастущие многолетники-аборигены. В первый год жизни многолетники на уровнях 1330—1950 м выколашивались и частично созревали, тогда как на верхних участках (2400—2700 м) они большей частью оставались в фазе кущения. На втором году жизни на нижних участках выколашивались и плодоносили побеги второго поколения, а на верхних участках только побеги первого поколения.

Если в первый год жизни (при посеве семенами) многолетние злаки с увеличением высоты замедляли свое развитие, ведя себя как однолетники, то на втором году сезонный цикл их развития проходил там ускоренно. Ускорение развития многолетников в высокогорных зонах (2400—2700 м) наблюдалось в основном в период от начала вегетации до колошения, а также от фазы цветения до созревания семян. Прохождение этапа от колошения до цветения, по сравнению с нижней зоной, наоборот, чаще замедлялось, что вызывается, видимо, более высокой требовательностью растений в этот период к температурному фактору.

Как известно, у многолетников каждый побег, возникающий из стадийно молодых частей, заново проходит весь цикл развития. Поэтому у поликарпических растений в последующие годы наблюдаются аналогичные явления: в условиях высокогорий у побега предыдущего года, как и в первый год жизни (при посеве семенами) задерживается развитие; он завершает развитие лишь в следующем году, но уже быстрее, чем в нижних зонах. Кстати, такой ход развития не отражается на возможности ежегодного плодоношения, тогда как в первый год жизни растение в высокогорной зоне теряет способность плодоношения. Впрочем, надо отметить, что указанная потеря компенсируется во второй год жизни образованием большого количества семян.

В условиях среднегорной зоны (1330—1950 м) у части многолетников почки возобновления закладываются за один год, а у других за 2 года до образования генеративного побега. Формирование почек возобновления, по крайней мере в течение двух вегетационных периодов, когда надземное внепочечное развитие побега начинается только с третьей весны, присуще, по И. Г. Серебрякову (1949, 1952), многим видам растений.

Следует отметить, что биология многолетних трав изучена довольно слабо. Благодаря этому до сих пор еще нет четкого разграничения в отношении типа их развития. Так, например, *Dactylis glomerata* L. одни авторы относят к озимому типу, другие — к яровому. *Phleum pratense* L., *Arrenatherum elatius* (L.) Mert. et Koch, *Medicago sativa* L. и ряд других видов А. К. Федоров (1959) считает двуручками. В наших условиях

на уровнях 1330—1950 м при ранних сроках сева все указанные виды (в том числе и ежа сборная) выколашивались или даже цвели в год посева, т. е. вели себя как яровые. Лишь на уровнях 2400—2700 м все эти виды в год посева не достигали фазы колошения или фазы цветения. Известно, что строго озимых форм среди многолетников вообще немного и между яровыми и озимыми наблюдаются многочисленные переходные формы (Ворошилов, 1960).

Уход многолетних растений под снег в разных поясах гор происходил при неодинаковой сформированности их почек возобновления. Так, на уровне 1300—1950 м тимофеевка луговая, овсяница бороздчатая и костер пестрый начинали зимовку с недифференцированным конусом нарастания. Дифференциация конуса нарастания наблюдалась на уровне 1950 м только у единичных побегов костра пестрого. На уровнях 2400—2700 м часть побегов у тех же видов перед уходом под снег имела недифференцированный конус нарастания (значительно меньших размеров, чем в нижних поясах), а часть побегов характеризовалась формированием в почках цветков и соцветий. У *Polygonum carneum* C. Koch перед уходом под снег на уровнях 1330—1950 м наблюдался недифференцированный конус нарастания, тогда как на уровне 2400 м в цветках внутри почек возобновления имелись даже сформированные пыльники.

Большая дифференциация конусов нарастания в верхних поясах наблюдается у побегов, возраст которых на год превышает возраст побегов в нижних поясах. Понижение температуры и наступление короткого дня во второй половине лета задерживают развитие почек возобновления у растений в высокогорьях, поэтому они не в состоянии на следующий год образовать генеративные побеги. В тот год, когда растения нижних поясов (имеются в виду растения тех же видов такого же возраста) дают генеративные побеги, растения верхних поясов только формируют соцветия и цветки. Но зато в год плодоношения побеги в почках у растений верхних поясов бывают настолько сформированы (с прошлой осени), что они развиваются значительно быстрее, чем побеги растений нижних поясов. Здесь речь идет, следовательно, о разновозрастных побегах, характеризующихся разной продолжительностью цикла развития. Мы имеем здесь в виду малый цикл развития, под которым понимается жизнь лишь одного поколения побегов.

В тех случаях, когда почки возобновления закладываются за год до внепочечного развития побегов, можно говорить об однолетнем цикле развития, а когда заложение почек происходит за два года, налицо двухлетний цикл развития (оговоримся, что по календарным годам здесь будет двух- и трехлетний цикл). Если на уровнях 1330—1950 м многолетние поликарпики характеризуются однолетним и двулетним циклами развития побегов, то в верхних поясах (2400—2700 м) они имеют уже двух- и трехлетний циклы.

По мере продвижения многолетних растений в горы происходит то же, что и при их продвижении на север, от степной к тундровой зоне растительности. «Чем короче вегетационный период, — отмечает И. Г. Серебряков (1952 : 124), — чем дальше на север, тем больше во флоре района растений с заранее заложенными соцветиями и цветками. Заблаговременное формирование побега с соцветием в почках возобновления является приспособлением растений к более быстрому прохождению цикла сезонного развития растений в условиях укороченного вегетационного периода». Серебряков указывает, что при формировании флоры Арктики происходил не только отбор видов с заранее заложенными соцветиями, но и образование видов и экотипов с этим биологическим признаком под непосредственным воздействием внешних условий.

Таким образом, побеги многолетних поликарпических растений, вынужденные замедлять сезонный цикл своего развития в верхних поясах гор, в год плодоношения (будучи достаточно сформированными с предыдущей осени) развиваются более быстро и завершают образование семян в более ранние сроки, чем побеги тех же видов в нижних зонах.

В верхних поясах гор наблюдается, следовательно, такая морфогенетическая перестройка годичных циклов развития многолетников, которая, с одной стороны, ведет к утрате растениями в возрасте одного года семенного размножения, а с другой стороны, создает базу для их экологической приспособленности, что выражается в образовании и развитии генеративных побегов в наиболее благоприятное время вегетационного периода.

Растение из-за короткого вегетационного периода не может достигнуть фазы плодоношения и его развитие перемещается на следующее лето; при этом приспособление к экологической обстановке высокогорий выражается в том, что наиболее ответственный этап генеративного развития завершается в первую половину вегетационного периода. Ниже будут показаны все те преимущества, которые получают растения в горах при генеративном развитии в начале лета.

Следовательно, замедление онтогенеза многолетних поликарпических растений в верхних поясах гор предопределяет возможность приспособительного ускорения годичных циклов их генеративного развития. Сезонное ускорение генеративного развития с высотой происходит на базе его общего замедления в онтогенезе. Иначе говоря, ускорение плодоношения (в течение последнего вегетационного сезона) с высотой обусловлено предшествующим замедлением всего малого цикла развития генеративного побега.

Обычные фенологические наблюдения, которые не учитывают разновозрастности побегов, показывают, что в верхних поясах гор (Кавказ, 2400 м) колошение (или бутонизация) ускоряется у отдельных видов (табл. 2) на 36 дней, наступая в 2—3.5 раза быстрее, чем на уровнях 1330—1950 м. Период вегетации в целом (до созревания семян) сокращается на месяц и больше. В альпийском поясе (2700—3000 м) в силу меньшей сформированности почек возобновления во время ухода растений под снег (из-за краткости вегетационного периода) генеративное развитие в год плодоношения (по сравнению с высотой 2400 м) несколько замедляется. Развитие многолетних поликарпических растений в зависимости от высоты идет соответственно указанной общей закономерности у самых разнообразных жизненных форм (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Фенологические градиенты у многолетних растений в период от начала вегетации до колошения (или цветения) в условиях Северо-Западного Кавказа

Вид	От уровня 1950 м до			Между уровнями		
	2400 м	2700 м	3000 м	1950 — 2400	2400 — 2700	2700 — 3000
Festuca sulcata Hack.	—9.8	—4.4	—2.9	—9.8	+3.0	+1.3
F. varia Haenke. . .	—7.8	—4.4	—3.0	—7.8	+2.0	+0.7
Bromus variegatus M. B. .	—8.3	—4.9	—0.3	—8.3	+1.0	+1.5
Polygonum carneum C. Koch	—5.4	—3.0	—1.9	—5.4	+2.8	+5.9
Pulsatilla albana (Stev.) Bercht. et Presl . . .	—4.1	—3.2	—0.9	—4.1	—1.6	+5.2
Plantago saxatilis M. B.	—4.6	—3.5	—1.7	—4.6	—1.6	+3.0
Centaurea fischeri Willd.	—9.1	—5.8	—4.1	—9.1	+0.4	+0.4
Anthemis sosnovskyana Fed.	—4.6	—3.4	—2.4	—4.6	—1.2	0

Примечание. Плюс — замедление развития; минус — ускорение развития.

В табл. 3 приводятся фенологические градиенты, показывающие разницу в скорости развития многолетников на каждые 100 м по вертикали. Градиент скорости развития растений на разных высотах неодинаков: между уровнями 1330—1950 м он незначителен (поэтому здесь мы его не показываем). В интервале от 1950 м до 2400 м этот градиент (в период от начала вегатации до колошения у однодольных и до цветения у дву-

дольных) имеет наибольшую величину — в среднем на каждые 100 м 5.0—7.5 дней. Далее от высоты 2400 к 2700 м фенологический градиент не превышает 3.5—4 дней, а между 2700 и 3000 м снижается до 2 дней.

Если рассматривать фенологические градиенты не по отношению к нижним уровням 1330—1950 м, а между отдельными близкими уровнями, то выясняется следующее: после резкого ускорения колошения и цветения в интервале от 1950 м до 2400 м градиент в альпийском поясе (2400 и 2700, 3000 м) приобретает противоположный знак; иначе говоря, здесь наблюдается уже относительное (по сравнению с предшествующими уровнями) замедление развития (табл. 3).

Между уровнями 2400—2700 м у однодольных (злаков) на рассматриваемых фазах развития градиент почти всегда положительный (по сравнению с предыдущими уровнями развитие замедляется на 2—3 дня), у двудольных он, варьируя в пределах 2 дней, может иметь разные знаки — у одних видов здесь ускоряется развитие, у других замедляется. Однако в этих фазах между 2700 и 3000 м почти все виды замедляют развитие, хотя на данной высоте по отношению к уровням 1330 или 1950 м оно ускоряется.

Продолжительность всего годичного цикла (до созревания семян) у многолетников между 1330 и 1950 м меняется мало, между 1950 и 2400 м развитие ускоряется и градиент достигает 7 дней, а выше (по отношению к предыдущему участку) оно замедляется на 1.5—3 дня на каждые 100 м.

Зная вышеуказанную морфогенетическую перестройку годичных циклов развития многолетников в условиях высокогорий, легко объяснить и особенности выявленных здесь фенологических градиентов между разными высотными уровнями. Этот градиент, как и данные по морфогенезу, свидетельствует о том, что резко изменяющиеся экологические условия между уровнями 2000 и 2400 м вызывают у многолетних растений (в том числе и у дикорастущих аборигенов) изменение темпов развития их побегов, что обеспечивает приспособление этих растений к короткому вегетационному периоду в верхней части субальпийского пояса.

Выше указывалось, что на уровнях 2400—2700 м цикл развития побегов удлиняется на 1 год. Это и определяет большой фенологический градиент — между 1950 и 2400 м происходит ускорение цикла развития на 7 дней (на каждые 100 м в указанном интервале высот). Здесь мы сравниваем разновозрастные побеги: на уровне 2400 м они на 1 год старше побегов растений тех же видов, произрастающих на уровне 1950 (или 1330 м), т. е. с весны более сформированы.

ТАБЛИЦА 4

Развитие дикорастущих многолетников в разных поясах Северо-Восточного Горного Алтая

Вид	Высота над ур. м. в метрах	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Созревание семян	Число дней от начала вегетации	Число дней от начала цветения до созревания семян	Число дней от начала вегетации до созревания семян
Trollius asiaticus L.	500	10 IV	7 V	10 VI	4 VII	27	58	85
» »	1000	30 IV	23 V	13 VI	29 VII	24	67	91
» »	1750	6 VI	12 VI	1 VII	25 VII	6	43	49
Primula palasii Lehm.	500							
» »	1000	25 IV	27 IV	—	28 VI	2	62	64
» »	1750	3 VI	3 VI	—	23 VI	—	25	25
Erythronium sibiricum (Fisch. et Mey.) Kryl.	500							
То же	1000	19 IV	19 IV	9 V	19 VI	—	60	60
» »	1750	1 VI	1 VI	9 VI	6 VII	—	36	36

В то же время данные о градиентах между 2400 и 2700 м и выше, до уровня 3000 м относятся к одновозрастным побегам; они показывают, что при возрастании суровости условий с высотой происходит замедление развития побегов на 1.5—3 дня (на каждые 100 м).

В условиях субальпийского (лесо-альпийского) пояса Алтая (1750 м) развитие побегов у ряда многолетних видов (в последний год их жизненного цикла) от начала вегетации до созревания семян происходит почти вдвое быстрее, чем в поясах горной тайги (500—1000 м). Как видно на табл. 4, цветение *Trollius asiaticus* в субальпийском поясе наблюдается через 6 дней после начала вегетации, тогда как в горной тайге лишь через 24—27 дней. Разница в продолжительности развития достигает на указанных уровнях у *Trollius asiaticus* 42 дней, у *Primula palasii* — 39, и у *Erythronium sibiricum* 24 дней. Ускорение развития особенно отчетливо видно у примулы и кандыка, так как вегетация у них обычно начинается одновременно или почти одновременно с цветением, что позволяет использовать ясно выраженные признаки генеративного развития (табл. 4).

Итак, в условиях субальпийского пояса Алтая цикл развития многолетников затягивается на год, но зато в последнем году, когда растения плодоносят, здесь происходит, по сравнению с горнотаежным поясом, расположенным на высоте 500—1000 м, резкое ускорение развития (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Продолжительность развития дикорастущих многолетников в разных поясах Северо-Восточного Горного Алтая

Виды	Высота над ур. м. в метрах	Число дней от начала вегетации до			
		начала цветения	массового цветения	конца цветения	созревания семян
Erythronium sibiricum (Fisch. et Mey.) Kryl.	500	0—1	7—11	36—38	65
То же	1750	0—1	5—6	9—12	40
Corydalis bracteata (Steph.) Pers.	500	3—4	9—12	30—40	—
»	1750	1—3	3—6	8—16	—
Trollius asiaticus L.	500	23—27	32—40	44—60	78—90
» »	1750	3—5	6—7	25—33	49
Polygonum bistorta L.	500	49	56	—	107
» »	1750	20	42	—	70
Euphorbia pilosa L.	500	30	34—40	42—50	62—78
» » .	1750	8	14	33	42—47

Как указывалось выше, изучение развития растений в разных условиях проводилось нами также путем переноса их с одного высотного уровня на другой. Пересадка растений производилась осенью, причем контролем являлись растения тех же видов, произраставшие в горнотаежной зоне на высоте 450 м, пересаженные в питомник одновременно с высокогорными растениями.

В первый год у растений, пересаженных из субальпийского пояса на высоту 450 м, не было изменений ритма развития; это естественно, так как почки возобновления у них были заложены и сформированы еще в условиях высокогорья. На второй год по темпам развития субальпийские аборигены сблизились с горнотаежными многолетниками.

В качестве примера опишем развитие *Polygonum bistorta* и *Geranium albiflorum* в первый и второй годы их жизни в условиях горнотаежного пояса (500 м). Начало цветения *P. bistorta*, перенесенного с высоты 1750 м, наблюдалось в первый год через 23 дня, а во второй — через 45 дней после начала вегетации. Цветение растений того же вида, произрастающих на уровне 500 м, обычно начинается через 49—50 дней после начала вегетации, а растущих на уровне 1750 м — через 20 дней. Массовое цвете-

ние этого вида на высоте 500 м наступило через 24 дня, на высоте 1750 м — через 53 дня, в контроле (500 м) — через 56 дней.

Цветение *Geranium albiflorum* (перенесенного с уровня 1750 м на высоту 500 м) в первый год началось через 19 дней после начала вегетации, во второй — через 44 дня; здесь, в горнотаежном поясе, у того же вида-аборигена оно наступает обычно через 36—45 дней.

Субальпийские растения, перенесенные на высоту 500 м, в период от цветения до образования зрелых плодов, вследствие экологических условий второй половины лета в этом поясе, уже в первый год (после осенней пересадки) по ритму развития приближались к горнотаежным аборигенам. От цветения до образования зрелых семян у герани, перенесенной с высоты 1750 м на уровень 500 м, проходило 50 дней, т. е. столько же, сколько у местной герани; между тем и в субальпийском поясе длительность этого периода равна 20 дням. Благодаря этому уже в первый год после пересадки продолжительность вегетационного периода перенесенных сюда растений была равна 70 дням вместо 37—40 дней в субальпийском поясе и 80—86 дней в горнотаежном поясе.

У *Euphorbia pilosa* продолжительность развития в год плодоношения после переноса вниз, на высоту 500 м (в первый год), была равна 68 дням вместо 47 дней в субальпийском поясе.

Описанные опыты с пересадкой растений из верхнего пояса гор в нижний производились нами на Алтае со следующими видами: *Erythronium sibiricum*, *Polygonum bistorta*, *Allium victorialis* L., *Geranium albiflorum*, *Euphorbia pilosa* L., *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop. Все эти опыты в отношении изменения ритма развития дали сходные результаты (Малышев, 1948).

В наших опытах с пересадкой многолетников в условиях Северо-Западного Кавказа фазы развития в новом местообитании также смещались в сторону ритма, свойственного аборигенам этого пояса, куда они пересаживались. Поэтому и здесь переселение растений с большей высоты на меньшую приводило к замедлению развития в год плодоношения (по сравнению с первой высотой), а переселение на более высокой уровень — ускоряло его.

Резкое изменение ритма развития наступало уже на второй год после пересадки (табл. 6). В дальнейшем в онтогенезе эти изменения нарастали в том же направлении; это приводило к почти полному уравниванию ритма развития интродуцированных и местных растений за 3 года.

Максимальное ускорение развития пересаженных вверх растений наблюдалось в периоде до колошения (или бутонизации); на уровне 2400 м (по сравнению с 1330 м) максимальная разница достигала 26—36 дней. Эта разница несколько сглаживалась в более поздних фазах, составляя от 8 до 23 дней. Несомненно, такое ускорение развития обусловлено большей сформированностью почек возобновления с осени предыдущего года и перестройкой годичных циклов развития генеративных побегов.

Морфолого-анатомические исследования точек (конусов) нарастания, проведенные на Кавказе через 2 года после пересадки, показали, что растения, перенесенные из нижних поясов (1330 и 1950 м) в верхние (2400 и 2700 м), еще несколько отстают в своем развитии от растений тех же видов, постоянно произрастающих в альпийском поясе. Так, с уходом под снег, в конце сентября, на уровне 2400 м побеги *Polygonum carneum* C. Koch, перенесенные сюда два года назад с высоты 1330 м, характеризовались началом дифференциации конуса нарастания, тогда как растения того же вида, перенесенные с высоты 2700 м, так же как и все время произрастающие на высоте 2400 м (пересаженные в пределах того же высотного уровня), имели значительно более развитые конусы нарастания; в частности, в сформированных цветках наблюдалось даже образование пыльцы. У *Primula ruprechtii* Kusn. в первом случае конусы нарастания были недифференцированными, а во втором (т. е. у аборигенов

ТАБЛИЦА 6

Влияние переселения дикорастущих многолетников на продолжительность фаз их развития (2-й год после пересадки) в условиях Северо-Западного Кавказа

Вид	Высотный уровень в метрах, с которого перенесены растения	Число дней от начала вегетации до														
		выбрасывания метелки, колошения, бутонизация					цветения					созревания				
		на высотных уровнях, на которые перенесены или находятся растения														
		1330	1950	2400	2700	3000	1330	1950	2400	2700	3000	1330	1950	2400	2700	3000
Festuca sulcata Hack	1330	44	38	20	—	—	83	79	64	—	—	—	—	—	—	—
» » . . .	2400	35	33	16	22	—	80	59	54	57	—	—	101	96	90	—
» » . . .	3000	73	—	—	—	43	98	—	—	—	64	130	—	—	—	85
Phleum pratense L.	1330	86	85	55	66	—	114	101	91	92	—	—	—	—	—	—
» »	1950	84	73	64	65	—	111	99	95	91	—	—	128	—	—	—
Dactylis glomerata L.	1330	67	63	44	—	—	87	—	76	—	—	—	—	—	—	—
» »	1950	69	68	33	—	—	93	91	64	—	—	124	105	—	—	—
Polygonum carneum C. Koch	1330	37	—	17	33	—	61	38	38	47	—	—	—	—	—	—
» » . . .	2400	41	33	12	26	—	60	53	43	39	—	—	103	71	75	—
Primula macrocalyx Bunge	1330	15	9	0	4	—	29	25	11	14	—	—	—	—	—	—
P. ruprechtii Kusn.	2400	15	9	0	2	—	18	19	7	9	—	—	102	61	76	—
Scabiosa caucasica M. B. . .	2700	—	45	43	32	—	—	79	72	72	—	—	130	110	91	—
Aster alpinus L.	3000	76	—	—	—	43	86	—	—	—	64	144	—	—	—	113

на высотах 2400 и 2700 м) уже были сформированы соцветия, и в цветках сформировалась пыльца.

В альпийском поясе (2700 м) ускорение развития во всех фазах менее значительно; это объясняется меньшей сформированностью почек из-за более суровых условий и краткости вегетационного периода.

С переносом растений с более высоких уровней на высоту 1950 м созревание семян замедлялось на 26—45 дней. Наибольшее замедление развития в год плодоношения (на 1—1.5 месяца) наблюдалось при перемещении растений из верхнеальпийского пояса (3000 м) в лесной (1330 м) пояс.

Изменение ритма развития многолетников происходит, как сказано выше, путем морфогенетической перестройки годичных циклов развития: при переносе на более низкие уровни растения не замедляют (как это кажется на основе фенологических наблюдений), а ускоряют свой онтогенез, так что у них выпадает один сезонный цикл развития. Например, если в верхних поясах гор малый цикл разития побега равен трем годам, то ниже он становится двухлетним. Однако растения, пересаженные на более низкие уровни, в первые годы еще не полностью выравнивают свой ритм развития с аборигенами нижней зоны, и поэтому в год развития генеративного побега оно кажется замедленным. У побегов пересаженных растений развитие здесь ускоряется (в малом цикле), но первое время они цветут и созревают несколько позже, чем одновозрастные побеги растений аборигенов нижнего пояса.

Это соответствует закономерности, о которой пишет Н. А. Аврорин (1956): «Растения запаздывают против указанных сроков (на своей родине, — *А. М.*) при переселении на север и в горы и опережают их при переносе в более южные и ниже расположенные точки».

В первые годы «мечущегося» цветения, по нашим наблюдениям, растения перестраивают циклы своего разития: при переносе сверху вниз, пока у них еще не выпал один сезонный цикл, они зацветают (по календарным срокам) обычно раньше, чем растения того же вида, растущие все время в нижней зоне; затем, утратив один годичный цикл, они цветут позже, и, наконец, в течение 3—4 лет сроки цветения тех и других обычно уравниваются.

На примере скабиозы кавказской проследим, как изменялся по годам ритм развития (до начала цветения) в результате перемещения растений с уровня 2700 м на высоту 1330 м. Во второй год после пересадки

(как и в первый год) у растений наблюдается еще «мечущееся» цветение; затем в течение двух лет разница в сроках зацветания скабиозы на уровнях 1330 и 2700 м делается все более ощутимой. Через 3 года после переноса растение зацветало на 35 дней позже, чем в высокогорье, и одновременно с контрольными растениями нижней зоны.

Полная перестройка годичных циклов развития происходит большей частью в течение 3—4 лет. Почки возобновления, заложенные у растения в новых условиях, дают побеги, которые развиваются уже по новому типу, свойственному этому местообитанию.

Возможности приспособления особей к новым условиям определяются здесь в значительной мере продолжительностью онтогенеза. Если приспособление у однолетних монокарпических растений ограничено одним годом, то у многолетних поликарпических видов эти возможности шире, так как каждое поколение побегов одной особи продолжает вегетировать в новых условиях среды. Тем не менее говорить об акклиматизации (в пределах онтогенеза) здесь не приходится, так как отсутствует основное условие завершения акклиматизации — смена поколений путем семенного размножения.

Следует остановиться на таком вопросе — в силу каких причин развитие генеративных побегов в условиях высокогорья происходит значительно быстрее, чем в нижних ярусах? Прежде всего благодаря большей сформированности почек с предыдущей осени в связи с перестройкой годичных циклов генеративных органов. Важная роль принадлежит также фотопериодическому воздействию. В высокогорьях многолетники начинают вегетировать и зацветать в период наибольшей продолжительности дня, тогда как в нижних поясах гор это происходит в условиях укороченного дня (табл. 4).

В определенные периоды развития растений большое значение для них, надо полагать, имеет также усиление интенсивности солнечной радиации; это наблюдается в связи с увеличением высоты над уровнем моря, а также за счет сдвигов вегетации в горах. Первая половина вегетации, совпадающая с более высоким положением солнца над горизонтом, у многолетников в высокогорных поясах (2400—3000 м) проходит при большей интенсивности солнечной радиации, чем, например, на уровне 1300 м. Интенсивность радиации (без учета влияния атмосферы) в этом случае увеличивается по примерным расчетам на 5—12% лишь за счет сдвигов сроков вегетации. На уровнях 2400—2700 м интенсивность прямой радиации (по данным актинометрических исследований в Тебердинском заповеднике) по сравнению с высотой 1330 м в условиях безоблачного неба возрастает еще на 8—10% (а интенсивность суммарной радиации на 4—5%), что объясняется уменьшением атмосферного слоя. Благодаря нарастающей длительности дня суточная сумма тепла солнечной энергии в целом здесь повышается на 15—20%.

Суточный приход лучистой энергии обычно увеличивается в высокогорных зонах благодаря большей продолжительности прямого солнечного освещения, обусловленной орографическими факторами (более открытый горизонт). Для уровней 2400—2700 м в условиях Теберды он повышается по сравнению с дном долины (1330 м) в среднем на 16—18% (с учетом усиления интенсивности света). Таким образом, дикорастущие аборигены в высокогорной зоне (2400—2700 м) в первой половине их вегетационного периода получают солнечного тепла примерно на 50% больше, чем в условиях долины (1330 м).

Конечно, реальные суммы радиации на той или иной высоте определяются также облачностью, состоянием атмосферы и некоторыми другими факторами, поэтому указанные соотношения величин солнечного тепла на разных уровнях требуют уточнения. В областях влажных высокогорий нельзя недооценивать значение фактора влажности, обусловливающего степень прозрачности атмосферы и, следовательно, регулирующего приток радиации. Но даже учитывая необходимость внесения серьезных коррективов в указанные выше величины излучения, следует признать

значительное увеличение с высотой как интенсивности солнечной радиации, так и суточной суммы ее тепла.

Необходимо учитывать и непосредственное тепловое воздействие радиации на растение. Фотосинтез и процессы развития растений в высокогорных зонах, очевидно, прежде всего определяются температурой тканей растения, зависящей в большей мере от прямого воздействия инсоляции, чем от температуры воздуха. В. Аскенази (1916) указывает, что температура растения нередко повышается на 10—20° по сравнению с температурой окружающего воздуха. По данным О. В. Заленского (1941), на Памире (3860 м над ур. м.) температура воздуха (в начале августа) была 4.8°, а температура листа пшеницы 13.2°.

Интересны результаты, полученные С. Л. Пумпянской (1962) при измерении температуры листьев растений на уровнях 2350 и 2700 м в Теберде. Здесь температура листьев оказалась выше, чем температура воздуха — у молодила на 13.2°, у камнеломки на 14.2°, у рододендрона на 18.9°. В то же время на уровне 1330 м температура листьев разных растений была довольно близка к температуре воздуха (максимальная разница в пределах 3°). Важное значение лучистой энергии подтверждается также опытами В. Г. Карманова (1951), который успешно выращивал редис при непрерывном облучении лампами накаливания в условиях отрицательных температур воздуха (до —18°).

Солнечные лучи на уровне 2350—2700 м нагревают поверхность почвы, по нашим данным, временами до 60°. Пумпянская указывает, что у *Polygonum carneum* температура листьев в альпийском поясе на высоте 20 см была равна 17°, а у самой поверхности земли они имели температуру 31°. Таким образом, чем ближе листья к почве, тем выше их температура. На уровне же 1330 м почва, защищенная растениями от прямого света, нагревается относительно слабо, и температура нижних листьев, как правило, ниже температуры верхних.

Ускорение развития многолетников в высокогорьях в год образования генеративных побегов наблюдается также и при одинаковой их подготовленности к прохождению определенной фазы. Так, периоды развития от начала цветения до созревания семян в верхних поясах гор протекают, как правило, значительно быстрее, чем в нижних. Например у *Primula palasii* на уровне 1000 м на Алтае (табл. 4) эти фазы продолжались 62 дня, а на уровне 1750 м — 25 дней; у *Erythronium sibiricum* соответственно 60 и 36 дней, у *Trollius asiaticus* 67 и 43 дня; у *Festuca sulcata* на Северо-Западном Кавказе на уровне 1950 м эта фаза продолжалась 48 дней, а на высоте 2400 м — 33 дня (табл. 2). Здесь, по-видимому, сказываются причины, обусловленные характером солнечной радиации в высокогорьях.

На определенной высоте в силу изменения экологических условий обычно происходит смена видового состава растений, многие из которых, по Клементсу (Clements a. Weaver, 1924; Clements, 1928), могут служить индикаторами экологической обстановки. В качестве примера укажем первоцвет. В условиях Северо-Восточного Алтая *Primula veris* L. на высоте около 1000 м (южный склон) всюду замещается другим, более холодолюбивым, видом — *P. palasii* Lehm., а в условиях Северо-Западного Кавказа *P. macrocalyx* Bunge, трудноотличимая от *P. veris*, на уровне около 2100 м замещается выскогорным видом — *P. ruprechtii* Kusn., очень близким к *P. palasii*. Это говорит об известном соответствии экологических условий на уровнях 1000 м в Алтае и 2000—2100 м на Кавказе.

Эта смена видов растений несомненно обусловлена резкой сменой экологических условий. *Primula palasii* (на Алтае) и *P. ruprechtii* (на Кавказе) произрастают преимущественно в той высокогорной зоне, где в развитии растений наблюдается перелом, выражающийся в перестройке годичных циклов их развития. Контакт сменяющих друг друга видов происходит, видимо, несколько ниже этой зоны, так как указанные высокогорные виды отдельными «языками» заходят в ту часть субальпийского пояса, которая, по нашим данным (Малышев, 1962), представляет оптимальные условия для роста растений.

Резюмируя вышеизложенное, следует отметить, что культурные и дикорастущие многолетние поликарпические растения приспосабливаются к короткому вегетационному периоду высокогорий путем морфогенетической перестройки своих малых циклов развития. До верхних пределов среднегорной зоны (т. е. до высоты 2000 м на Кавказе и до 1000 м на Алтае) у растений наблюдается такое же число годичных циклов развития у побегов одного поколения, как на равнине. В альпийском поясе или в переходной к нему части субальпийского пояса (2400—2700 м на Кавказе, 1750 м — на Алтае) генеративное развитие растений идет замедленно. У изученных видов побеги здесь имеют дополнительный годичный цикл. Это морфогенетическое замедление онтогенеза обусловливает в то же время возможность ускорения годичных циклов генеративного развития растений. Побеги многолетников в условиях высокогорья в год плодоношения развиваются быстрее, чем в нижних зонах, образуя семена в более ранние сроки. Это объясняется большей сформированностью почек с предыдущей осени и развитием растений в благоприятных условиях при более длительном дне и более интенсивном освещении.

Морфогенетическая перестройка многолетних растений происходит, следовательно, в том горном поясе, где экологические условия меняются наиболее резко. Здесь же имеет место и смена некоторых близких видов растений, одни из которых свойственны высокогорьям, а другие — более низким поясам гор. На Северо-Западном Кавказе это соответствует 2200—2400 м, на Северо-Восточном Алтае — высотам свыше 1300 м.

Если растения одного вида на разных высотах имеют разное число годичных циклов развития, то разница в продолжительности одного сезонного цикла (в год плодоношения) может достигать месяца и более. Опыты с пересадкой растений с одних высотных уровней на другие показали, что морфогенетическая перестройка в новых местообитаниях завершается в основном в течение трех лет.

Замедление процессов развития растений с увеличением высоты, а затем их ускорение в год плодоношения — все это в условиях высокогорий имеет приспособительное значение, т. е. биологически целесообразно.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1956). Переселение растений на Полярный Север. — Аскенази В. (1916). Изменения температуры и влажности вдоль склона холма и влияние этого фактора на развитие растений. Тр. по с.-х. литературе, 19. — Боньe Г. (1909). Растительный мир. — Ворошилов В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Заленский О. В. (1941). О фотосинтезе растений на больших высотах. ДАН, СССР, 31, 1. — Карманов В. Г. (1951). Влияние мощности лучистого потока и температуры воздуха на температуру листа растения. ДАН СССР, 27, 5. — Кернер фон М. (1900). Жизнь растений, 2-е изд. — Малышев А. А. (1948). Ритм развития растений и опыты с их пересадкой в разных горных зонах. ДАН СССР, 63, 6. — Малышев А. А. (1958). Ритм развития дикорастущих растений в связи с особенностями светового режима в высокогорных зонах. ДАН СССР, 119, 1. — Малышев А. А. (1962). Биологические особенности культурных растений в связи с их выращиванием в разных зонах северного склона Западного Кавказа. Тр. Тебердинск. гос. заповедн., 3. — Пумпянская С. Л. (1962). Исследования температурного режима растений в высокогорных условиях. Тр. Тебердинск. гос. заповедн., 3. — Серебряков И. Г. (1949). Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., IV, 1. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Федоров А. К. (1959). Двуручки и изменение растений под влиянием внешних условий. В сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. II. — Bonnier G. (1890). Cultures experimentales dans les Alpes et les Pyrenées. Rev. Gener. Bot., 2. — Bonnier G. (1895). Recherches experimentales sur l'adaption des plantes en climat Alpin. Ann. sci. natur., XX. — Bonnier G. (1920). Nouvelles observations sur les cultures experimentales à diverses altitudes et cultures par semis. Rev. Gener. Bot., XXXII. — Clausen I., D. Keck, W. Hiesey. (1940). Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environment on Western north American plants. Carneg. inst. Washington, publ. 520. — Clausen I., D. Keck, W. Hiesey. (1945). Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy. With examples from the Modinac. Carneg. inst. Washington, Publ. 564. — Clausen I., D. Keck, W. Hiesey. (1948). Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses on the climatic races of *Achillea*. Carneg. inst. Washington,

Publ. 581. — Clements F. E. (1928). Plant succession and indicators. — Clements F. E., F. L. Long, E. V. Martin. (1937—1938). Ecology factor and function in adaptation. Carneg. inst. Washington, Jear Book, 37. — Clements F. E., E. V. Martin a. E. L. Long. (1950). Adaptation and origin in the plant world. The role of environment in evolution. Walten Mass. Chron. Bot., book departament, XIV.— Clements F. E. a. I. E. Weaver. (1924). Experimental vegetation. The relation of climaxes the climates. — Schimper A. E. u. F. G. Faber. (1935). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. I.

Ставропольский край,
г. Теберда,
заповедник.

(Получено 10 VI 1970).

SUMMARY

The reorganization of developmental cycles of perennial grassy polycarpic plants after transplantation from one altitudial level to the other from north-east Altai and north-west Caucasus has been studied. It is found, that cultural and spontaneous perennial polycarpic plants adapt themselves to the short vegetational period of mountains by means of morphogenetic reorganisation of their short developmental cycles. Up to the upper limits of the middle-mountaineous zone (i. e. up to the 2000 m height in the Caucasus and up to the 1000 m height in Altai) the number of yearly cycles of development observed in shoots of one generation in plants is the same as on the plane. In alpine belt or in transitional to it part of subalpine belt (Caucasus — 2400—2700 m, Altai — 1750) generative development of plants is less intensive. In species studied shoots here form an extra yearly cycle. This morphogenetic delay in ontogenesis at the same time facilitates the increase of yearly cycles of generative development of plants. In the year of fruiting the shoots of perennials develop faster in conditions of high mountains, than in lower zones, forming seeds in earlier terms. This is explained by tle fact that buds are more developed and by development of plants in favourable conditions of longer day and more intensive insolation.

УДК 581.543.6+581.142]581.48 : 582.892

М. Г. Николаева, И. В. Грушвицкий и В. М. Богданова

УСЛОВИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ СЕМ. АРАЛИЕВЫХ И РОЛЬ ГИББЕРЕЛЛИНА В НАРУШЕНИИ ИХ ПОКОЯ

M. G. NIKOLAEVA, I. V. GRUSHVITSKY AND V. M. BOGDANOVA. CONDITIONS OF GERMINATION OF SEEDS OF FAR EASTERN SPECIES OF THE FAMILY *ARALIACEAE* AND THE ROLE OF GIBBERELLINE IN BREAKING OFF THEIR DORMANCY

Изучались температурные условия прорастания семян 6 дальневосточных видов сем. *Araliaceae*. Установлено, что семена женьшеня, элеутерококка колючего и акантопанакса сидячецветкового имеют глубокий морфофизиологический покой. Оптимальными условиями их стратификации являются: 2 месяца при 18—20°, 2 месяца при 9—10°, затем 3—4 месяца при 0—3°. Семена аралий материковой и сердцелистной характеризуются неглубоким морфофизиологическим покоем. Он устраняется холодной стратификацией; оптимальной является стратификация в течение 2.5 месяцев при 9—10°. Нарушение покоя семян аралии маньчжурской наиболее успешно происходит под влиянием стратификации в течение 2—3 месяцев при резкой смене температуры: 18—20° (24 часа) и 5—7° (48 часов).

ГК (0.05%) сильно стимулирует рост зародыша в семенах всех видов. У первых трех видов она не ускоряет прорастания, но увеличивает процент прорастающих семян. У остальных 3 видов аралий намачивание в ГК полностью снимает покой семян.

Семейство аралиевых (*Araliaceae*) насчитывает около 800 видов, которые распространены в основном в Юго-Восточной Азии и тропической Америке. На территории СССР представители этого семейства, за исключением видов рода *Hedera*, произрастают только на Дальнем Востоке. Среди них наиболее широко известен женьшень *Panax ginseng* C. A. Mey., давно используемый как лекарственное растение. В течение последнего десятилетия выявлен ряд новых лекарственных растений: элеутерококк колючий *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., аралия маньчжурская *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim., заманиха *Echinopanax elatum* Nakai. Препараты, полученные из них, подобно препаратам женьшеня, обладают тонизирующим и стимулирующим действием и разрешены к применению в отечественной медицине.

Развертывание работ по введению в культуру различных ценных видов аралиевых требует изучения биологии их семенного размножения. Это тем более важно, что семена аралиевых не только находятся в физиологическом покое, но имеют, кроме того, недоразвитый зародыш. Недоразвитие зародыша представляет собой явление, довольно широко распространенное в природе. Мартин (Martin, 1946) назвал 11 семейств, в которых встречаются семена с недоразвитым зародышем. И. В. Грушвицкий (1961а) увеличил этот список до 38 семейств. Степень развития зародыша у разных видов различна: от шаровидного, составляющего не более 0.04 длины семени, как например у *Acanthopanax sessiliflorum* (Rupr. et Maxim.) Seem., до почти вполне сформированного, занимающего более половины длины семени, как у *Fraxinus excelsior* L.

Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем довольно подробно изучена у семян бересклета европейского и ясеня обыкновенного (Steinbauer, 1937; Варасова, 1956; Николаева, 1956, 1958, и др.), у ко-

торых недоразвитие зародыша проявляется в слабой степени. Сведения о прорастании семян с сильно недоразвитым зародышем долгое время были очень скудны. Интерес к ним возрос лишь в последние 20 лет. Появились некоторые данные об условиях прорастания семян отдельных видов сем. *Ranunculaceae*, *Umbelliferae*, *Araliaceae* и др. (Цингер, 1951; Грушвицкий, 1952—1968; Stokes, 1952, 1953; Иванова, 1965—1969; Израильсон, 1969; Дюрягина, 1968). Установлено, что семена с недоразвитым зародышем находятся, по терминологии М. Г. Николаевой (1967), в морфологическом покое. Для его преодоления необходим период теплой стратификации, во время которой происходит доразвитие зародыша. У многих видов умеренной зоны морфологический покой семян сочетается с глубоким физиологическим покоем, для преодоления которого необходима холодная стратификация. Условия и длительность предпосевной подготовки зависят от характера и глубины покоя семян: семена одних видов (*Annona squamosa* L., *Delphinium elatum* L.) прорастают после пребывания в тепле, другим (*Fraxinus excelsior*, *Panax ginseng*) необходима стратификация сначала в тепле, а затем на холоде, третьи (*Heracleum sphondylium* L.) прорастают после одной холодной стратификации.

Гиббереллoвая кислота (ГК) оказывает большое влияние на прорастание семян многих видов. В обзоре Николаевой (1962) показано, что действие этого гормона на семена зависит от биологии их прорастания и, в частности, от типа покоя. Так, гиббереллин вызывает ускорение прорастания и повышение всхожести семян, находящихся в неглубоком физиологическом покое или в покое промежуточного типа, которые в обычных условиях приобретают способность прорастать только после сухого хранения или под влиянием кратковременного охлаждения. О действии ГК на семена с глубоким покоем, который преодолевается лишь под влиянием длительной холодной стратификации, в литературе единого мнения нет. Имеются указания, что гиббереллин ускоряет прорастание зародыша персика (Donoho a. Walker, 1957; Gray, 1958). На семена других видов, характеризующихся глубоким покоем (клены остролистный и татарский, яблоня лесная), он не оказывает заметного положительного действия (Николаева и Юдин, 1963, 1964; Николаева и др., 1965).

Вопрос о влиянии гиббереллина на прорастание семян с недоразвитым зародышем изучен очень слабо. Установлено, что ГК ускоряет начало роста зародыша в семенах бересклета европейского и связанное с ним открывание семян, а также способствует расширению диапазона температур, при которых происходит открывание семян. Это позволило сократить и даже вообще исключить теплый период стратификации семян данного вида (Николаева и Юдин, 1963; Николаева, 1967). Имеются данные о том, что ГК оказывает благоприятное действие и на семена с сильно недоразвитым зародышем. Так, И. В. Грушвицкий и Р. С. Лимарь (Грушвицкий, 1965; Грушвицкий и Лимарь, 1965) нашли, что обработка ГК значительно ускоряет доразвитие зародыша и, соответственно, сокращает первый этап стратификации у семян некоторых видов *Araliaceae*, *Schisandraceae*, *Ranunculaceae* и др. Итак, имеющиеся данные показывают, что у семян с недоразвитым зародышем ГК стимулирует его рост и таким образом сокращает их предпосевную подготовку в тепле. Что касается холодной стратификации, то, по мнению одних авторов (Николаева, 1962, 1967; Kantor u. Simančik, 1965; Simančik, 1967), ГК не заменяет и не сокращает ее, по мнению других (Грушвицкий, 1965), — в некоторых случаях способствует сокращению ее длительности.

Данные, касающиеся условий прорастания и действия гиббереллина на семена дальневосточных аралиевых, очень скудны и зачастую противоречивы. Большая их часть относится к семенам женьшеня.

Наши опыты проводились в течение 3 лет (1968—1970 гг.) с семенами 6 видов: *Eleutherococcus senticosus*, *Acanthopanax sessiliflorum*, *Panax ginseng*, *Aralia mandshurica*, *A. continentalis* Kitag. и *A. cordata* Thunb. Семена указанных видов были собраны в различных районах южной части Приморского края, а семена сахалинского вида — *Aralia cordata* — были

присланы с о. Сахалин. Характеристика исходного состояния семян аралиевых, с которыми проводились опыты, представлена в табл. 1. Измерение длины проводилось у семян, предварительно замоченных в воде в течение 1—2 суток.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика зародышей и семян исследованных видов

Вид	Длина (мм), $M \pm m$		Отношение длины зародыша к длине семени
	зародыша	семени	
Акантопанакс сидячецветковый .	0.21±0.005	5.8±0.09	0.04
Элеутерококк колючий .	0.27±0.005	5.4±0.06	0.05
Женьшень	0.34±0.008	4.8±0.09	0.07
Аралия маньчжурская	0.23±0.003	2.0±0.02	0.11
А. сердцелистная .	0.40±0.005	2.1±0.02	0.19
А. материковая	0.60±0.008	2.6±0.03	0.23

Стратификация проводилась в чашках Петри по 50—100 семян в каждой, в двух-трех повторностях. При изучении действия гиббереллина семена замачивались в растворах $ГК_3$ одни сутки и затем помещались в различные температурные условия. Все опыты выполнялись в строго определенных температурных условиях в факторостатных камерах Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Колебания температуры в них, как правило, не превышали ±1°. Опыты повторялись в течение 2, а иногда 3 лет и дали сходные результаты.

По глубине и типу покоя семян, а также по характеру действия на них ГК, исследованные виды делятся на 3 группы.

Условия прорастания семян женьшеня, акантопанакса сидячецветкового и элеутерококка колючего

(I группа видов)

Согласно данным И. В. Грушвицкого (1961б), П. П. Воробьевой (1965) и И. А. Ивановой (1965), семена видов этой группы нуждаются в очень длительной двухэтапной стратификации: сначала в течение 4—5 месяцев в тепле, при 15—20°, а затем в течение 4 месяцев на холоде, при 2—5°. Прорастанию предшествует открывание семян, т. е. растрескивание эндокарпия и расхождение его створок.

По наблюдениям Грушвицкого (1961б), снижение температуры до 9—10° после 2 месяцев пребывания при 15—20° улучшает ход предпосевной подготовки семян женьшеня. Мы испытали различный режим стратификации с постепенным, или ступенчатым снижением температуры в конце ее теплого периода. Трехлетние опыты показали, что применение такого режима заметно сокращает сроки стратификации, ускоряет начало прорастания и обеспечивает высокую всхожесть семян не только женьшеня, но и других видов этой группы. Результаты одной из серий опытов приведены на рис. 1. Наилучшие результаты для женьшеня (рис. 1, *В*) были получены при стратификации в течение 2 месяцев при 18—20°, 2 месяцев при 9—10°, а затем при 0—3° (вариант 4), а также в течение 3 месяцев при 18—20°, 1 месяца при 9—10°, а затем при 0—3° (вариант *7*).

В этих условиях семена открывались и прорастали наиболее энергично, а количество проросших семян за 8.5 мес. составляло 60—80%. В то же время в условиях стратификации, рекомендуемой в литературе: 4 мес. при 18—20° и 4 мес. при 0—3° (вариант *10*), процент прорастания за этот

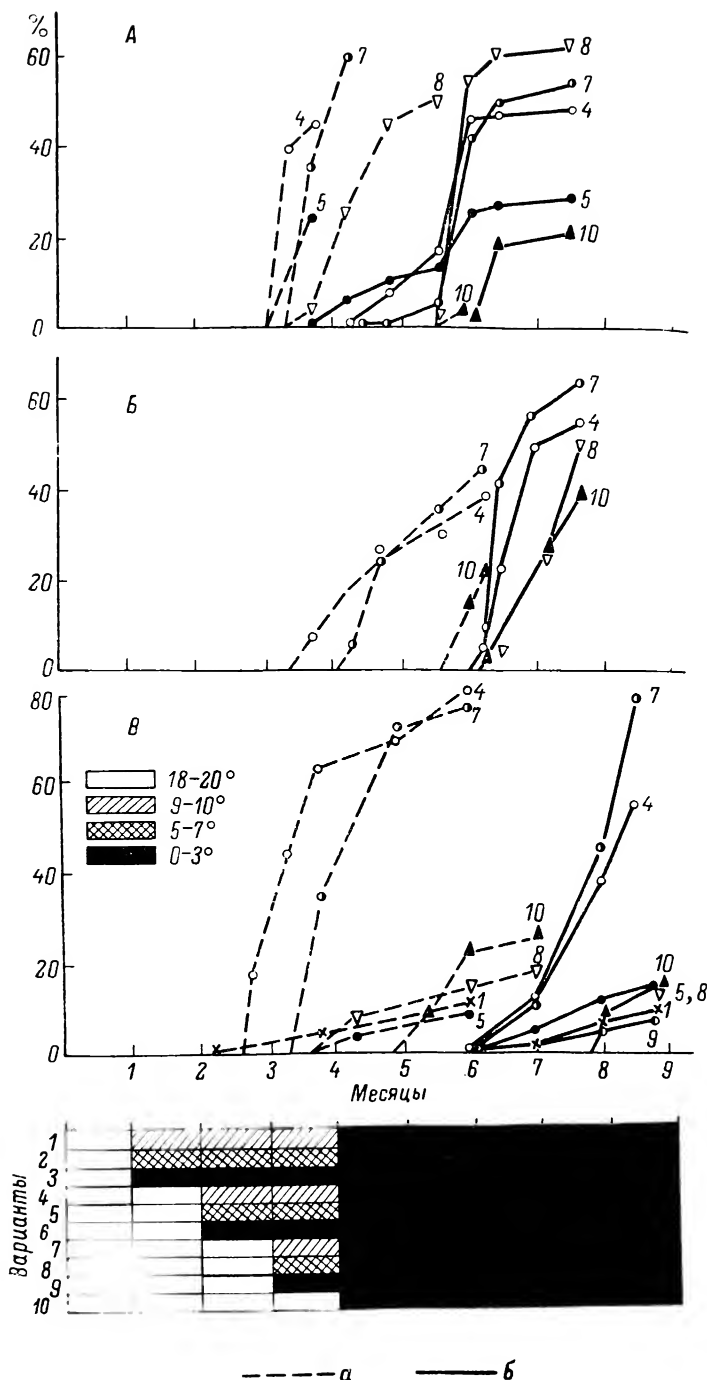


Рис. 1. Влияние температурного режима стратификации на открывание (*а*) и прорастание (*б*) семян элеутерококка (*А*), акантопанакса (*Б*) и женьшеня (*В*).

Под кривыми приведена схема опыта. *Номера кривых* соответствуют вариантам схемы опыта. Прорастания не было в вариантах: *А* — *1—3*, *6* и *9*; *Б* — *1—3*, *5—6* и *9*; *В* — *2*, *3*, *6*.

же период не превышал 15. Аналогичные данные получены и для двух других видов. У элеутерококка (рис. 1, *А*) наряду с указанными вариантами хорошие результаты дала также стратификация в течение 3 мес. при 18—20°, 1 мес. при 5—7°, а затем при 0—3° (вариант *8*).

Измерение длины зародышей (проводившееся у закрытых и открытых семян отдельно, как правило, в 20 повторностях) показало, что эффективность ступенчатого снижения температуры связана прежде всего с благоприятным действием его на рост зародыша. На рис. 2 видно, что в семенах женьшеня при 18—20° рост зародыша происходит очень медленно. Перенос же семян после 2 и 3 мес. в тепле в условия пониженной температуры (9—10° или 5—7°) вызывает резкое усиление темпов роста зародыша, что в свою очередь приводит к открыванию семян.

У всех видов этой группы наблюдается разрыв во времени между открыванием и прорастанием семян. В оптимальных вариантах стратификации он колеблется от 50 до 100 дней.

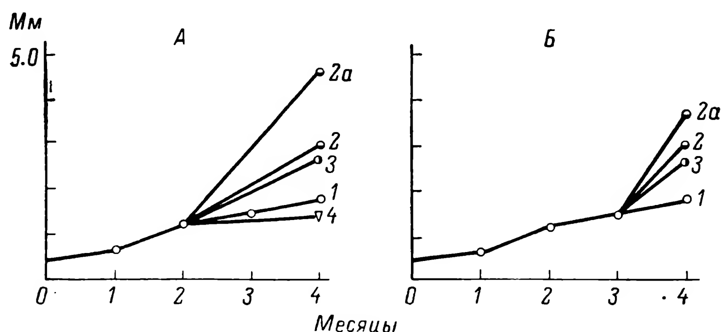


Рис. 2. Рост зародыша в семенах женьшеня при различном температурном режиме стратификации.

А — стратификация — 2 мес. при 18—20°, затем: *2* — 2 мес. при 9—10°; *2а* — то же, но открытые семена; *3* — 2 мес. при 5—7°; *4* — 2 мес. при 0—3°.
Б — стратификация — 3 мес. при 18—20°, затем: *2* — 1 мес. при 9—10°, *2а* — то же, но открытые семена; *3* — 1 мес. при 5—7°. На обоих рисунках: *1* — семена все время находились при 18—20°. *По оси ординат* — длина зародыша.

Следует указать, что даже в оптимальных условиях стратификации у исследованных видов прорастают не все семена. Процент проросших семян не превышает у элеутерококка и акантопанакса 60—70, а у женьшеня — 80 (рис. 1). Анализ непроросших семян в конце опыта показал, что в большинстве случаев это жизнеспособные семена, у которых зародыш, однако, остался недоразвитым. Грушвицкий (1965) называет такие семена «инертными».

Известно, что семена некоторых видов прорастают лучше не в условиях холодной стратификации, а при более высокой температуре (Stokes, 1952; Юдин, 1968, и др.). В наших опытах установлено, что прорастание семян элеутерококка и акантопанакса (рис. 3, *А* и *Б*) в условиях холодной стратификации при 0—3° начинается только после 1.5—2 мес. и идет довольно вяло в течение 1—1.5 мес. Если же после одного месяца на холоду семена перенести в условия повышенной температуры, то они прорастают быстро и энергично. При этом для элеутерококка (рис. 3, *А*) оптимальной является температура 9—10°, при которой за 14 дней проросло почти на 40% больше семян, чем за это же время при 18—20°. Семена акантопанакса (рис. 3, *Б*) не проявили такой большой чувствительности к температуре проращивания в пределах 9—20°: при 9—10° проросло лишь на 10—20% семян больше, чем при 18—20°. У женьшеня (рис. 3, *В*) 30% семян приобретает способность прорастать в тепле лишь после 2.5 мес. на холоду, т. е. всего на 10 дней раньше, чем при 0—3°. Эти опыты показали, что в условиях холодной стратификации семена элеутерококка, акантопанакса и отчасти женьшеня выходят из состояния физиологического покоя и приобретают способность прорастать в тепле

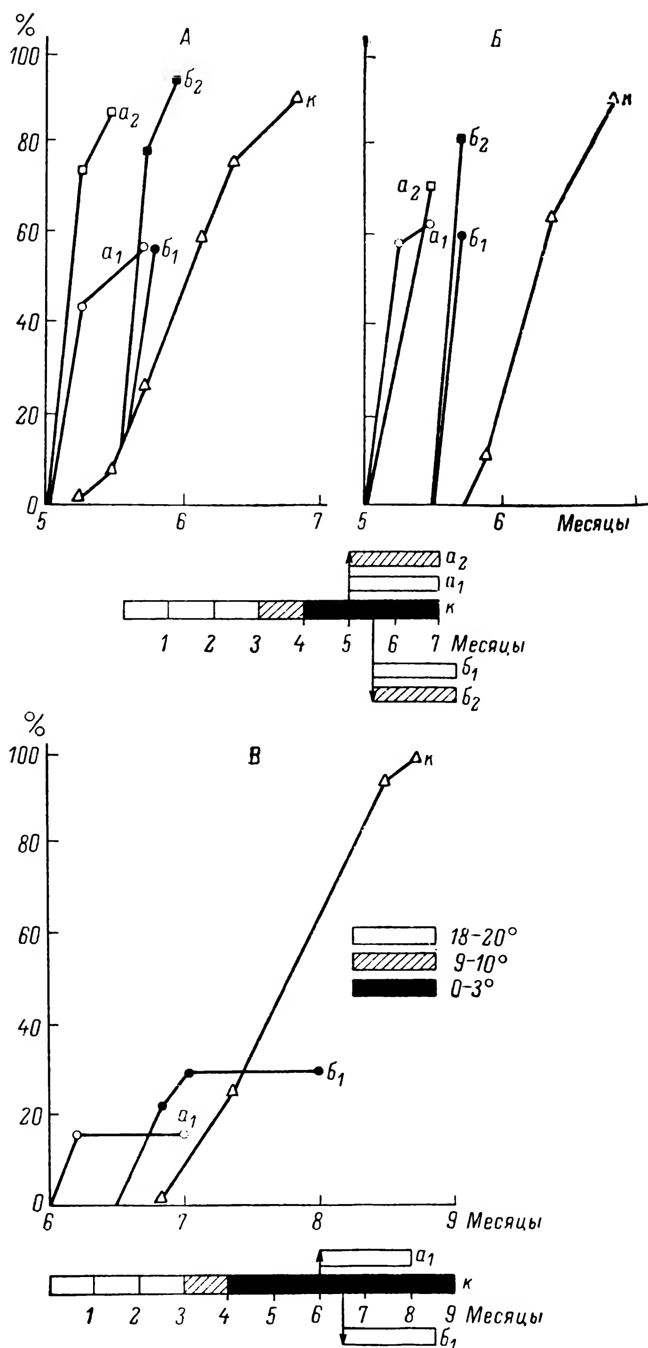


Рис. 3. Влияние различной температуры на прорастание семян элеутерококка (*А*), акантопанакса (*Б*) и женьшеня (*В*) после разных сроков стратификации.

Под кривыми — схемы опытов; *к* — контроль; a_1, a_2, $б_1$, $б_2$ — варианты опытов.

быстрее, чем при 0—3°. Таким образом, оставаясь на холоде, они некоторое время находятся в состоянии вынужденного покоя. Своевременный перенос семян в условия повышенной температуры позволяет значительно сократить длительность их предпосевной подготовки.

О действии гиббереллина на семена I группы видов известно очень мало. Грушвицкому (1965) удалось с помощью ГК сократить период теплой стратификации у семян женьшеня с 4 до 2 месяцев. Автор отмечает также некоторое сокращение периода холодной стратификации. Положительное действие ГК на семена элеутерококка и акантопанакса отмечают также П. П. Воробьева (1965) и И. А. Иванова (1967).

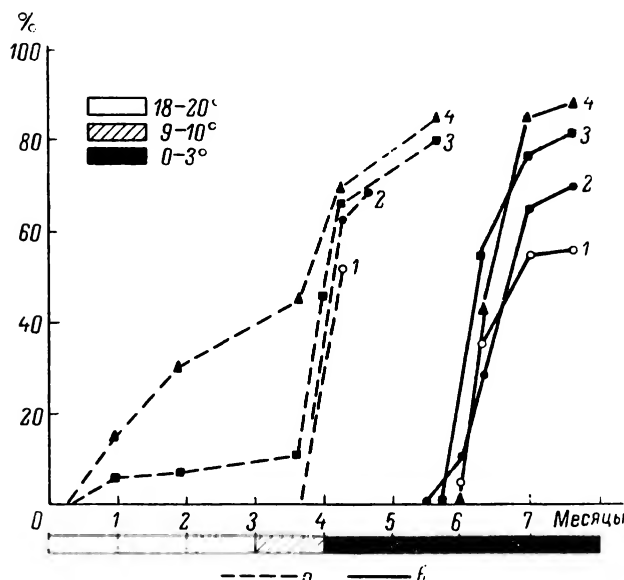


Рис. 4. Влияние ГК на открывание (*а*) и прорастание (*б*) семян элеутерококка в зависимости от концентрации ГК.

Под кривыми приведена схема опыта. *Белые значки*: *1* — вода, *черные* — ГК: *2* — 0.005%; *3* — 0.025%; *4* — 0.05%.

Нами изучалось действие гиббереллина на семена элеутерококка и акантопанакса. Обработка растворами ГК разной концентрации (0.005—0.05%) с последующей стратификацией при ступенчатом снижении температуры показала, что ГК стимулирует рост зародыша. Об этом свидетельствует более энергичное открывание семян, а также значительно большая длина зародыша в закрытых семенах (табл. 2). Последнее в дальнейшем оказывает положительное действие на прорастание семян.

Наилучшие результаты дал раствор ГК 0.05%, под влиянием которого проросло семян на 32% больше, чем в контроле (рис. 4). У семян аканто-

ТАБЛИЦА 2

Влияние обработки ГК на рост зародыша в семенах элеутерококка при разных условиях стратификации

Стратификация			Концентрация ГК (%)	Длина зародыша (мм) в семенах $M \pm m$	
I ступень	II ступень				
длительность (мес.) при 18—20°	температура (°C)	длительность (мес.)		открытых	закрытых
1	9—10	3	0	—	0.46±0.01
			0.05	4.90±0.15	0.77±0.03
2	9—10	2	0	5.30±0.12	0.50±0.03
			0.05	5.20±0.19	5.20±0.23
2	5—7	2	0	—	0.63±0.05
			0.05	5.4±0.21	3.00±0.67

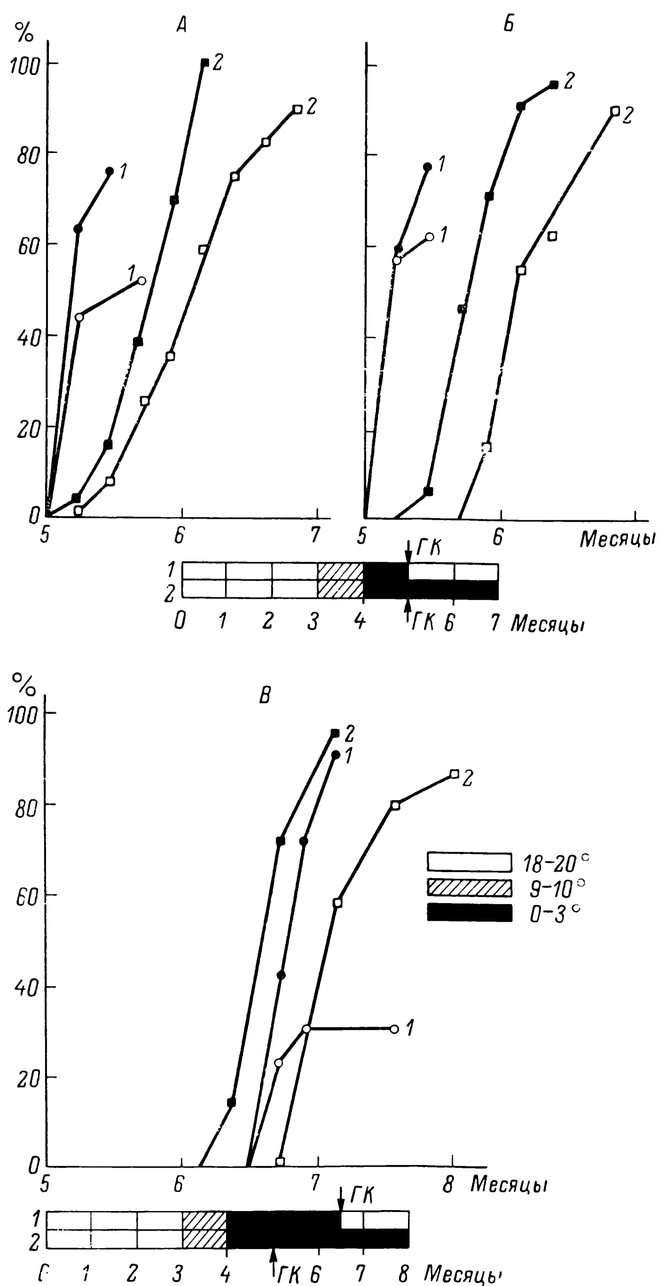


Рис. 5. Влияние обработки ГК (0.05) во время холодной стратификации на прорастание в тепле и на холоде семян элеутерококка (*А*), акантопанакса (*Б*) и женьшеня (*В*).

Под кривыми приведены схемы опытов. *Номера кривых* соответствуют вариантам на схемах опытов. *Белые значки* — вода, *черные* — ГК. *Стрелкой* обозначен момент обработки ГК.

панакса обработка ГК не дала столь определенных результатов. В одних опытах ГК вызывала повышение всхожести, в других — эффекта не было, а в некоторых случаях процент прорастания семян, обработанных ГК, был даже ниже, чем в контроле.

Следует обратить внимание на явление раннего открывания части семян. Оно наблюдалось и у элеутерококка (рис. 4), и у акантопанакса уже через 10—20 дней после обработки их ГК. Это часто не связано с ростом зародыша и является, видимо, следствием действия ГК непосредственно на эндосперм. Такое ненормальное открывание обычно сопровождается сильным разбуханием семян и последующим их загниванием. Это явление особенно сильно выражено у семян акантопанакса. Именно этим, видимо, можно объяснить малую эффективность ГК и наблюдаемое иногда даже снижение всхожести семян этого вида под влиянием ГК. Такое же загнивание семян, обработанных ГК, отмечают П. П. Воробьева и З. И. Гутникова (1967), а также И. А. Иванова (1967) у женьшеня и пионов.

Были сделаны попытки сократить с помощью ГК длительность холодной стратификации семян женьшеня, элеутерококка и акантопанакса (рис. 5). Семена этих видов стратифицировались при оптимальном температурном режиме (3 мес. 18—20°, 1 мес. 9—10°, а затем 0—3°). После пребывания на холоде в течение разных сроков они обрабатывались 0.05% раствором ГК. В одних вариантах обработанные семена переносились в теплые условия, в других оставлялись на холоде. Обработка ГК семян акантопанакса и элеутерококка после 1 месяца, а семян женьшеня после 2.5 месяцев на холоде ускоряла их прорастание при 0—3°. Однако семена этих видов после указанного срока стратификации уже приобретали способность прорастать в тепле; обработка ГК лишь повышала процент прорастания, а у семян женьшеня вызывала почти полное прорастание. Таким образом, ГК не сокращает длительности холодной стратификации, а лишь ускоряет прорастание на холоде семян, уже вышедших из состояния покоя и способных к прорастанию при более высокой температуре, но находящихся в вынужденном покое.

Условия прорастания семян аралий сердцелистной и материковой

(II группа видов)

Имеются указания, что семена аралии сердцелистной прорастают при 18—20° после 4-месячного выдерживания при 0—2° (Imazu a. Osawa, 1958), а семена аралии материковой — после двухэтапной 8-месячной стратификации — в течение 4 мес. при 20° и 4 мес. при 2—4° (Грушвицкий, 1963).

Наши опыты свидетельствуют, что семена обоих видов хорошо прорастают при постоянной температуре от 0 до 10° (рис. 6). При 15° и выше их семена прорастать неспособны. В пределах благоприятной температуры прорастание идет тем быстрее, чем выше температура. Таким образом, оптимальной для прорастания семян обоих видов является температура 9—10°, при которой семена аралии материковой за 2.5 мес. прорастают почти полностью, а семена аралии сердцелистной — более чем на 50%. Так же, как и семена I группы видов, семена аралии материковой и сердцелистной перед прорастанием открываются. Однако в этом случае разрыв во времени между открыванием и прорастанием значительно меньше. Например, у аралии материковой при 9—10° он составляет всего 14 дней.

Прорастание семян рассматриваемой группы видов также зависит от способности зародыша к росту. Наши наблюдения показали, что при температуре 15° и выше зародыш не растет. Он способен к росту лишь при температуре 0—10°, при которой семена и прорастают. При этом по-

вышение температуры в указанном диапазоне приводит к повышению и темпов роста зародыша.

Данные о влиянии гиббереллина на семена аралий материковой и сердцелистной в литературе отсутствуют. В наших опытах исследовалось действие ГК (0.05%) на семена этих двух видов при различной постоян-

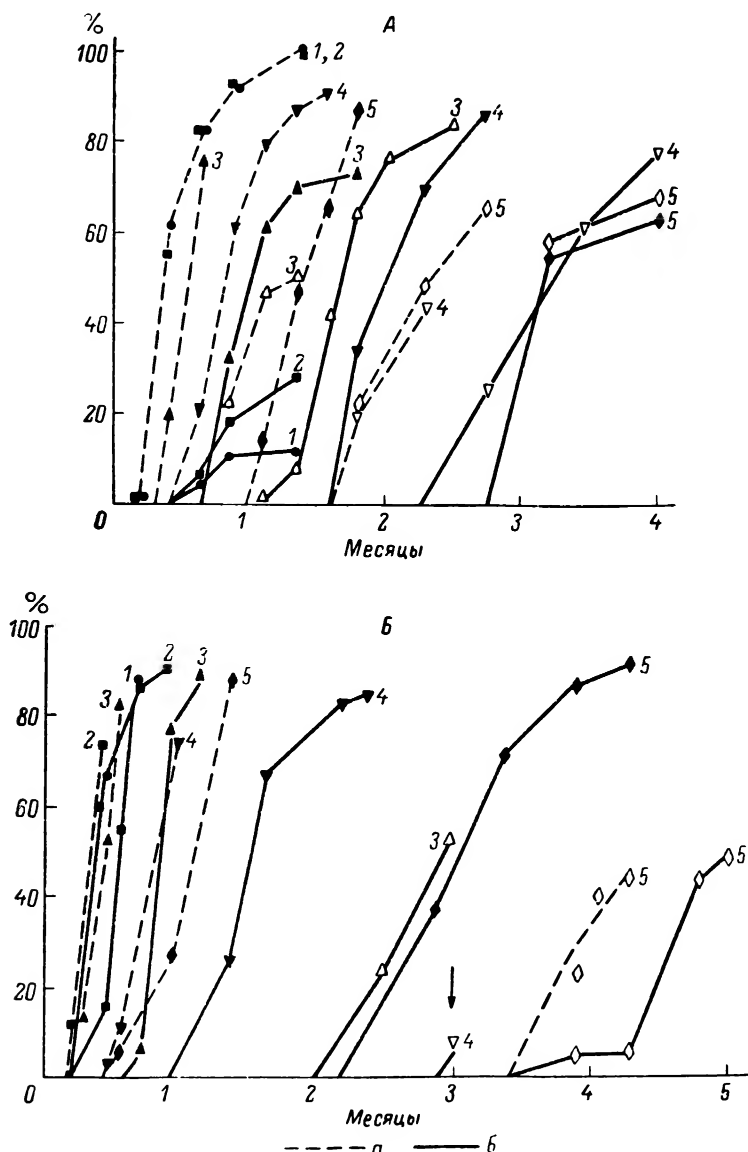


Рис. 6. Влияние ГК (0.05%) на открывание (*а*) и прорастание (*б*) семян видов аралии при различной температуре.

А — аралия материковая; *Б* — аралия сердцелистная; *1* — 18—20°; *2* — 15—16°; *3* — 9—10°; *4* — 5—7°; *5* — 0—3°. *Белые значки* — вода, *черные* — ГК. При 15—16° и 18—20° в воде прорастания не было. *Стрелкой* обозначен момент снятия опыта при 9—10° и 5—7°.

ной температуре (рис. 6). Под влиянием ГК семена аралии материковой при 15—16 и 18—20° начали открываться уже через 6 дней, а прорастать через 13. Однако, несмотря на то что семена в этих условиях открылись полностью, они проросли всего на 11—28%. Остальные открывшиеся семена загнили. Действие ГК сказалось наиболее сильно при температуре 9—10°, при которой за 1.5 месяца проросло до 75% семян.

Еще более сильное действие ГК оказывает на семена аралии сердцелистной: после намачивания в 0.05% растворе этого вещества они при-

обрели способность не только открываться, но и хорошо прорастать при 15—20°. В этих условиях прорастание начиналось уже через 7 дней и почти полностью заканчивалось в течение месяца.

С понижением температуры эффективность действия ГК на семена обоих видов падает.

Условия прорастания семян аралии маньчжурской

(III группа видов)

Согласно имеющимся данным, семена аралии маньчжурской прорастают только после двухэтапной 8-месячной стратификации: 4 мес. при 18—20°, а затем при 0—3° (Грушвицкий, 1963; Мальцева, 1964; Шашлова, 1968). При этом, как указывает В. И. Шашлова, прорастает до 48% семян.

Наши опыты, проводившиеся в течение 3 лет в строго определенных температурных условиях, показали, что семена этого вида действительно совершенно неспособны прорастать при относительно постоянной тем-

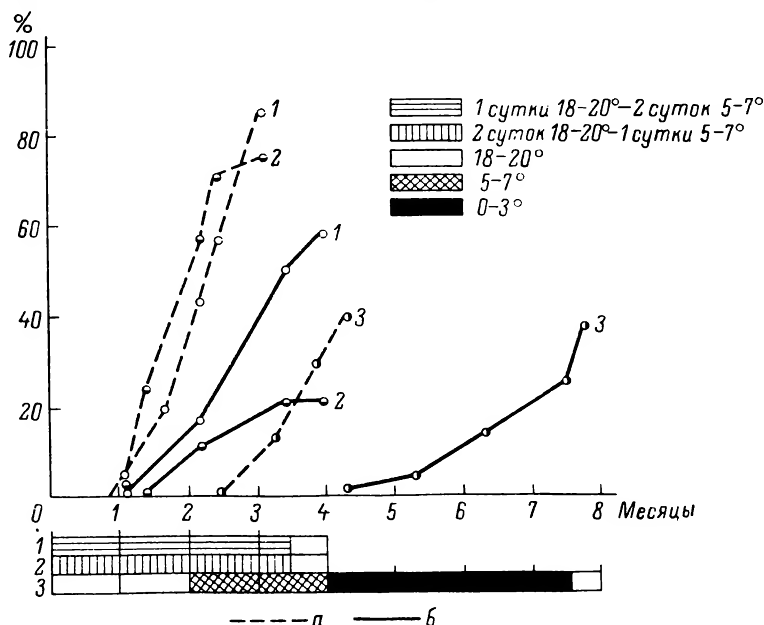


Рис. 7. Влияние температурного режима стратификации на открывание (*а*) и прорастание (*б*) семян аралии маньчжурской.

Под кривыми приведена схема опыта. *Номера кривых* соответствуют вариантам на схеме опыта.

пературе в диапазоне от 0—3 до 25°. Длительная стратификация со ступенчатым снижением температуры давала такие же результаты, как указывалось в литературе: после 8 месяцев стратификации прорастало до 40% семян (рис. 7).

Гораздо быстрее и энергичнее семена аралии маньчжурской прорастают в условиях частых и резких колебаний температуры. Колебания температуры осуществлялись в течение нескольких часов и нескольких суток. Результаты этих опытов приведены в табл. 3.

Почти во всех вариантах открывание семян начиналось спустя месяц от начала опыта. Вскоре после этого открывшиеся семена прорастали. Из всех испытанных режимов колебаний температуры наиболее эффективным и в то же время наиболее удобным при практическом применении является следующий: 1 сутки 18—20° и 2 суток 5—7° (рис. 7). В этом случае за 3.5 месяца опыта проросло 50% семян. Как показывают наблюдения, под влиянием периодических колебаний температуры зародыш в семенах этого вида хорошо растет, о чем свидетельствует открывание семян.

ТАБЛИЦА 3

Влияние стратификации при периодических колебаниях температуры на ход открывания и прорастания (%) семян аралии маньчжурской

Колебания температуры	Процессы	Стратификация (мес.)			
		1	2	3	3.5
Опыты 1969 г.					
18—20° (8 час.) — 9—10° (16 час.)	Открывание .	10	—	—	—
	Прорастание	0	14	26	—
18—20° (8 час.) — 5—7° (16 час.)	Открывание .	9	—	—	—
	Прорастание	0	18	38	—
18—20° (8 час.) — 0—3° (16 час.)	»	0	8	24	—
18—20° (16 час.) — 5—7° (8 час.)	»	0	5	8	—
25° (8 час.)— 5—7° (16 час.)	Открывание .	6	—	—	—
	Прорастание	0	5	10	—
Опыты 1970 г.					
1 сутки 18—20° — 2 суток 5—7°	Открывание[1]	4	34	80	85
	Прорастание	0	13	37	50
2 суток 18—20° — 1 сутки 5—7°	Открывание[1]	0	48	75	—
	Прорастание	0	9	14	21

По данным И. В. Грушвицкого и Р. С. Лимарь (1965), ГК (0.05%) вызывает через 45 дней прорастание известного процента семян аралии маньчжурской. В. И. Шашлова (1968) указывает, что обработка таким же раствором ГК обеспечивала прорастание 21% семян за 2.5 месяца, т. е. эффект от ГК был в общем невелик. Мы установили, что действие ГК на семена этого вида зависит от концентрации его раствора, температуры проращивания и сроков сбора семян. Как было показано ранее (Богданова, 1969), оптимальным условием является намачивание семян в растворе ГК 0.05% с последующим проращиванием их при 18—20°. При этом за 2 месяца удается добиться прорастания более 70% семян. Однако такой эффект мы получали не всегда. Реакция семян этого вида на обработку ГК в большей мере зависит от сроков их сбора. Так, семена, собранные в 1969 г. 5 X, 20 X и 5 XI и по внешнему виду, казалось бы, одинаково зрелые, реагировали на обработку ГК по-разному: чем позднее были собраны семена, тем сильнее ГК стимулировала прорастание (рис. 8). Незначительный эффект обработки ГК в работах указанных выше авторов, а также в некоторых наших опытах скорее всего объясняется несвоевременным сбором семян.

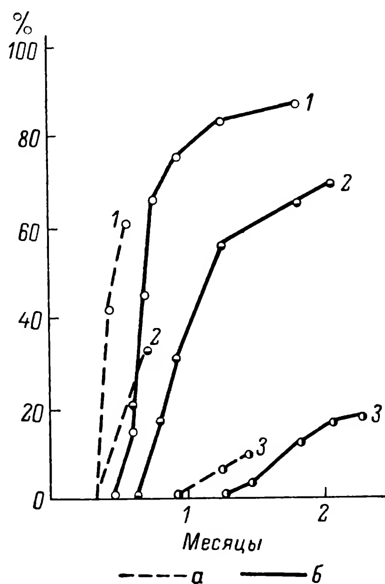


Рис. 8. Влияние ГК (0.1%) на открывание (*а*) и прорастание (*б*) семян аралии маньчжурской разных сроков сбора.

1 — 5 XI 1969; *2* — 20 X 1969; *3* — 5 X 1969.

Обсуждение результатов

Проведенные исследования показали, что при соблюдении экспериментально установленных оптимальных температурных условий стратификации семян аралиевых можно значительно сократить сроки их предпосевной подготовки и повысить процент прорастания. Намачивание

[1] Общее количество открытых семян, в том числе проросших.

в растворе ГК оказывает на семена большинства исследованных видов положительное действие, у одних повышая всхожесть или сокращая первый этап стратификации, а у других вообще снимая состояние покоя.

Согласно общепризнанному взгляду, для прорастания семян с недоразвитым зародышем необходимо, чтобы предварительно он полностью развился. У семян большинства растений умеренной зоны, в отличие от тропических, недоразвитие зародыша сочетается с физиологическим покоем. Для их прорастания необходимы 2 условия: доразвитие зародыша и нарушение покоя. В одних случаях эти процессы разобщены во времени — сначала, обычно в тепле, развивается зародыш, а затем, как правило на холоде, происходит нарушение физиологического покоя. Примером могут служить семена ясеня обыкновенного, бересклета европейского, а также женьшеня, акантопанакса и элеутерококка. Действительно, как было показано, при проращивании семян названных видов аралиевых можно четко проследить эти 2 процесса, которые происходят на различных этапах стратификации. Однако вопреки широко распространенному представлению о том, что для доразвития зародыша необходимо пребывание семян в тепле при 18—20°, наши опыты совершенно определенно показали, что рост зародыша в семенах женьшеня, акантопанакса и элеутерококка происходит на первом этапе стратификации гораздо быстрее при ступенчатом снижении температуры: 2—3 мес. при 18—20°, а затем при 9—10°, а иногда и при 5—7°. У семян 3 видов аралий доразвитие зародыша при постоянной температуре выше 15° вообще не начинается. Семенам аралий сердцелистной и материковой для этого необходима температура не выше 10°, а у аралии маньчжурской зародыш начинает расти только при частых и резких сменах температуры с преобладанием пониженной. Напомним, что доразвитие зародыша у некоторых других растений, например у исследованных видов борщевика (Stokes, 1952) и тюльпана (Николаева и др., 1971), также происходит только при пониженной температуре. Необходимость низкой температуры для доразвития зародыша позволяет предполагать, что у названных видов этот процесс тормозится тем же физиологическим механизмом, что и прорастание.

Нарушение физиологического покоя семян происходит во время холодного этапа стратификации. В силу упомянутых выше причин у ряда растений (некоторые аралии, борщевики, тюльпаны) в отличие от бересклета, женьшеня, акантопанакса и других процессы доразвития зародыша и нарушение физиологического покоя семян расчленить трудно.

Условия прорастания семян аралии маньчжурской весьма своеобразны. Положительное действие суточной смены температуры на прорастание известно для семян многих видов (Harrington, 1923; Morinaga, 1926; Иванова, 1969, и др.). Однако у аралии маньчжурской резкая смена температуры в пределах одних или нескольких суток является пока единственным условием более или менее успешного их прорастания. До сих пор подобное явление наблюдал только Томпсон (Thompson, 1967) у семян *Ranunculus chius*, *Aquilegia vulgaris* и *Delphinium gyalanum*. Причины положительного действия температурных колебаний на прорастание семян совершенно не изучены.

Не менее важной является проблема стимулирующего действия гиббереллина на семена с недоразвитым зародышем. Имеющиеся данные и результаты наших опытов показывают, что ГК в большинстве случаев стимулирует рост зародыша внутри семени в процессе их подготовки к прорастанию. Роль ГК в нарушении глубокого физиологического покоя до сих пор является спорной. Наши опыты говорят о том, что обработка ГК семян элеутерококка и акантопанакса перед началом стратификации не влияет на длительность периода их предпосевной подготовки. При обработке ГК семян во время холодной стратификации прорастание их действительно ускоряется по сравнению с контролем. Однако в этом случае ГК не заменяет процессы стратификации и не сокращает ее длительности, а лишь ускоряет прорастание на холоде семян, уже вышедших

из состояния физиологического покоя. У семян аралий маньчжурской, материковой и сердцелистной намачивание в растворе ГК устраняет необходимость холодной стратификации, и они приобретает способность прорастать частично или полностью при 18—20°. Это указывает на то, что физиологический покой семян этих видов менее глубок.

Полученные экспериментальные данные позволяют подойти к вопросу об установлении типов покоя у семян дальневосточных аралиевых. В классификации Николаевой (1967) покой семян с недоразвитым зародышем разделен на 2 типа: морфологический и глубокий физиологический. Однако в последние годы появилось довольно много данных, показывающих, что семена с недоразвитым зародышем очень сильно различаются по глубине физиологического покоя. Это, в частности, характерно и для семян видов сем. аралиевых. Между двумя названными резко различающимися типами покоя выявлены переходные, которые не упомянуты в классификации, но легко находят в ней свое место. Задержка прорастания семян и в этом случае связана не только с недоразвитием зародыша, но и с действием физиологического механизма покоя. Полученные данные заставляют наряду с морфологическим и разными типами физиологического покоя выделить группу типов морфофизиологического покоя, у которых недоразвитие зародыша сочетается с различными типами физиологического покоя. В частности, семенам аралии материковой и сердцелистной свойствен неглубокий морфофизиологический покой. Семена элеутерококка, акаптопанакса и женьшеня характеризуются глубоким морфофизиологическим покоем. Покой же семян аралии маньчжурской носит весьма своеобразный характер. Вопрос о типе покоя семян этого вида и о его месте в классификации остается пока неясным.

Выводы

1. Семена дальневосточных аралиевых характеризуются замедленным прорастанием. По типу покоя их можно разделить на 3 группы видов. Семена первой группы растений (женьшень, элеутерококк колючий, акантопанакс сидячецветковый) имеют глубокий морфофизиологический покой. Семенам второй группы видов (аралии материковая и сердцелистная) свойствен неглубокий морфофизиологический покой. Особый характер имеет покой семян аралии маньчжурской.

2. Установлены оптимальные температурные режимы предпосевной подготовки для каждой группы видов, позволяющие значительно сократить ее по сравнению с тем, что было известно до сих пор.

3. Обработка гиббереллином оказывает положительное действие на прорастание семян аралиевых. У семян, имеющих глубокий покой, ГК не сокращает длительности стратификации, но повышает процент их всхожести за счет стимуляции роста зародыша в «инертных» семенах.

У семян, находящихся в неглубоком покое (3 вида рода аралия), обработка ГК вызывает сильную стимуляцию роста зародыша, что приводит к значительному ускорению прорастания. У семян аралии сердцелистной и маньчжурской ГК полностью снимает покой и они приобретают способность прорастать при 18—20°.

ЛИТЕРАТУРА

Богданова В. М. (1969). Прорастание семян *Aralia mandshurica* под влиянием гиббереллина. Бот. ж., 54, 10. — Варасова Н. Н. (1956). Особенности семян ясеня обыкновенного различного географического происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 11. — Воробьева П. П. (1965). О семенном размножении элеутерококка колючего. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 60. — Воробьева П. П. и З. И. Гутникова. (1967). Действие гиббереллина на рост и развитие женьшеня. Физиол. раст., 14, 1. — Грушвицкая М. К. и И. В. Грушвицкий. (1952). Семена женьшеня и их проращивание. Сообщ. ДВ ФАН СССР, 5. — Грушвицкий И. В. (1961а). Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Комаровск. чтения, 14. — Грушвицкий И. В. (1961б). Женьшень. Вопросы биологии. — Грушвицкий И. В. (1963). Семейство аралиевых и некоторые биологические особенности его представителей. В сб.: Материалы к изучению женьшеня

и других лекарственных растений ДВ, 5. — Грушвицкий И. В. (1965). Влияние гиббереллина на прорастание семян и развитие ювенильных растений женьшеня. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Грушвицкий И. В. (1968). К методике изучения семян с недоразвитым зародышем. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., XXIII, 3. — Вопросы биологии семен. размножения. — Грушвицкий И. В. и Р. С. Лимарь. (1965). Влияние гиббереллина на дозревание и прорастание семян с недоразвитым зародышем. Бот. ж., 50, 2. — Дюрягина Г. П. (1968). Особенности прорастания семян представителей рода *Aconitum* L. Юго-Восточного Алтая. Тез. докл. совещ. по вопр. изуч. и освоен. растит. ресурсов СССР. — Иванова И. А. (1965). Развитие зародыша в семенах *Acanthopanax sessiliflorum*. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 59. — Иванова И. А. (1967). Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем. Канд. диссерт. ГБС., М. — Иванова И. А. (1969). О биологии прорастания семян пионов. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 74. — Израильсон В. Ф. (1969). Затрудненное прорастание семян видов рода *Bupleurum* L. Юго-Восточного Алтая и способы его преодоления. Автореф. канд. диссерт., М. — Мальцева М. В. (1964). Особенности прорастания семян лекарственных культур. В кн.: Изучение и использование лекарств. растит. ресурсов СССР. — Николаева М. Г. (1956). Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением. Бот. ж., 41, 3. — Николаева М. Г. (1958). Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов. Бот. ж., 43, 5. — Николаева М. Г. (1962). Роль гиббереллина в нарушении покоя семян. Бот. ж., 47, 12. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Николаева М. Г., В. М. Богданова и М. В. Разумова. (1971). Значение температуры и гиббереллина для доразвития зародыша и прорастания семян (под влиянием стратификации). Биологические основы повышения семенной продуктивности и качества семян интродуцентов. Тез. докл. III Всес. семинара-совещания. — Николаева М. Г. и В. Г. Юдин. (1963). Действие гиббереллина на прорастание семян древесных растений. ДАН СССР, 150, 3. — Николаева М. Г. и В. Г. Юдин. (1964). Методы ускорения предпосевной подготовки семян древесных растений. Тр. БИН АН СССР; сер. IV, 17. — Николаева М. Г., В. Г. Юдин и Т. В. Далецкая. (1965). Изучение роли ростковых веществ в прорастании покоящихся семян. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., XX, 6. Вопр. биологии семен. размножения. — Цингер Н. В. (1951). О причинах медленного прорастания семян пионов. Тр. Гл. бот. сада АН СССР. II. — Шашлова В. И. (1968). О прорастании семян аралии маньчжурской. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 71. — (Юдин В. Г.) Judin V. G. (1968). The optimal germination temperatures for tree seeds depending on the duration of the cold stratification. Intern. sympos. on seed physiol. of wood plants. — Donoho Cl. a. D. Walker. (1957). Effect of gibberellic acid on breaking of rest period in Elberta peach. Science, 126, 3284. — Gray R. A. (1958). Breaking the dormancy of peach seeds and crab grass seeds with gibberellins. Plant Physiol., 33, Suppl. xlxli. — Harrington G. T. (1923). Use of alternating temperatures in the germination of seeds. J. agric. Res., XXIII, 5. — Imazu T. a. T. Osawa. (1958). Studies on udo, *Aralia cordata* Thunb. II. On the dormancy of domestic and wild udo seeds. Hort. Assoc. Japan. J., 27. — Kantor J. u. F. Simančik. (1965). Beitrag zur Frage der Keimruhe bei dem Samen der Holzarten. Proc. Int. Seed Test. Assoc., 30, 4. — Martin A. C. (1946). The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midl. Naturalist, 36, 3. — Morinaga T. (1926). Effect of alternating temperature upon the germination of seeds. Amer. J. Bot., XIII, 2. — Simančik F. (1967). Morphologia a vyvin embryi vo vztahu ku kličnemu odpočinku semien drevin. Problemy dendrologie a sadovnictva, Bratislava. — Steinbauer G. P. (1937). Dormancy and germination of *Fraxinus* seeds. Plant Physiol., 12, 3. — Stokes P. (1952). A physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. I. The effect of temperature on embryo development. Ann. Bot., N. S., XVI, 63. — Stokes P. (1953). A physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. III. The effect of temperature on metabolism. Ann. Bot., N. S., XVII, 65. — Thompson P. A. (1967). Germination of the seeds of natural species. J. Royal Hortic. Soc., XCII.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Ботанический сад
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 2 XI 1971).

SUMMARY

Conditions of germination in seeds of six Far-Fastern *Aralia* species were being investigated. It was stated that they differ in deepness and type of dormancy. Optimal temperature conditions for seeds' pretreatment of species studied are elaborated.

The effect of gibberelline on the growth and germination of *Araliaceae* seeds have been studied. It is shown, that the effect of gibberelline on the germination of seeds is positive, but it depends on the type of dormancy.

УДК 582.03.035 : 581.12 : 581.526.53 : 58

Т. А. Глаголева, Р. М. Рейнус, Т. Г. Гедемов, А. Т. Мокроносов, О. В. Заленский

ВЫДЕЛЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ НА СВЕТУ И ПРОБЛЕМА ФОТОДЫХАНИЯ ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ

T. A. GLAGOLEVA, R. M. REINUS, T. G. GEDEMOV, A. T. MOKRONOSOV AND O. V. ZALENSKY. EVOLUTION OF CARBON DIOXIDE IN LIGHT AND THE PROBLEM OF PHOTORESPIRATION IN DESERT PLANTS

В результате исследований скорости выделения $C^{14}O_2$ на свету и в темноте (коэффициент С/Т) у 26 видов растений Юго-Восточных Каракумов установлено, что по этому показателю типичные виды — эдификаторы пустынных формаций — не имеют фотодыхания.

Сопоставление величины коэффициента С/Т с интенсивностью фотосинтеза и особенностями анатомического строения ассимилирующих органов (наличие или отсутствие клеток обкладки) показало, что между этими показателями нет зависимости. Точно также опыты по инфильтрации листьев глицином, являющимся субстратом фотодыхания, не подтвердили предположения о том, что он быстрее утилизируется на свету. Инфильтрация листьев диуроном — ингибитором фотосинтеза, подавляющим реассимиляцию углекислоты, в большинстве случаев вызывала увеличение коэффициента С/Т.

Таким образом, по мнению авторов, проблема фотодыхания оказывается более сложной, чем это следует из заключений, сделанных в современной литературе по рассматриваемому вопросу.

В последние годы появилось много работ, в которых отмечается, что у находящихся на свету зеленых листьев, тканей и клеток некоторых растений обнаруживается особый физиологический процесс, получивший название фотодыхание. Во внешнем газообмене он выражается в повышенном, по сравнению с темнотой выделении углекислоты или поглощении кислорода. На основании реакции дыхательного газообмена листьев на освещение некоторые авторы выделяют среди высших растений группы видов, характеризующихся наличием или отсутствием фотодыхания (см. обзоры: Jackson a. Volk, 1970; Goldsworthy, 1970). Предполагается, что к первой из них принадлежат растения, у которых ассимиляция углекислоты в процессе фотосинтеза осуществляется при помощи цикла Кальвина. Ко второй группе относятся те виды, у которых отсутствует или слабо выражено фотодыхание и, кроме цикла Кальвина, фиксация углекислоты осуществляется через цикл C_4 дикарбоновых кислот. Растения, принадлежащие к этой группе, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза и очень низкое положение углекислотного компенсационного пункта (Heath и др., 1967; Downton a. Tregunna, 1968; Crookston a. Moss, 1970). Проводящие пучки листьев у таких растений имеют специфические обкладки, в которых находятся более крупные хлоропласты по сравнению с клетками палисадной паренхимы. К растениям второй группы принадлежат многие злаки и представители других семейств тропического происхождения, фотосинтез которых адаптирован к высокой температуре и засухе. Например, по имеющимся данным (Pearcy

и др., 1971), в растительном покрове жарких и сухих пустынь Южной Калифорнии преобладают виды, имеющие C_4 — путь фотосинтетической фиксации CO_2. Таким образом, растения, у которых отсутствует фотодыхание, рассматриваются как наиболее адаптированные к условиям высокой температуры и недостатку влаги.

Продолжая исследования фотосинтеза растений жаркой пустыни Юго-Восточных Каракумов (Заленский и др., 1968; Вознесенский и др., 1970), мы решили исследовать и этот аспект проблемы адаптации растений к неблагоприятным условиям. В задачу настоящей работы входило изучение фотодыхания у растений пустынь, связи углекислотного газообмена на свету с анатомическим строением ассимилирующих органов, а также субстратов, обеспечивающих выделение CO_2 на свету.

Условия и объекты исследования

Работа была выполнена на Репетекской песчано-пустынной станции Института пустынь Академии наук Туркменской ССР, расположенной в Юго-Восточных Каракумах. Юго-Восточные Каракумы относятся к жарким песчаным пустыням средиземноморского типа (Коровин, Кашкаров, 1934). Они характеризуются очень малым количеством осадков (от 80 до 120 мм в год), выпадающих преимущественно зимой и весной (85—90% от годовой суммы). С середины мая наступает безоблачный, жаркий и сухой период, продолжающийся до середины ноября. Среднемесячная температура воздуха в этот период составляет 25—30°. Ночью температура воздуха, как правило, сильно снижается. Абсолютный минимум температуры может достигать в апреле —4° и июле 11°. Относительная влажность воздуха наименьшая летом и составляет 21—24%. Более подробные сведения о климатических условиях этого района можно найти в ряде работ (Дубянский, 1928; Петров, 1935; Семенова, 1961).

Наиболее характерным элементом растительного покрова Юго-Восточных Каракумов являются длительно вегетирующие псаммофитные кустарники и деревья, образующие основные растительные формации (Петров, 1935; Михельсон, 1955). Барханные гряды, для которых характерна подвижность песков и более благоприятные условия водного режима, имеют сильно разреженный растительный покров, состоящий из псаммофитных кустарников и деревьев — *Calligonum caput-medusae* Schrenk, *Ammodendron conollyi* Bunge. Здесь также широко распространены крупные дерновинные злаки — *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev., *A. pennata* Trin. и другие травянистые многолетники — *Heliotropium arguzioides* Kar. et Kir. и др. В межгрядовых долинах распространены формации саксаулов *Haloxylon persicum* Bunge и *H. aphyllum* (Minkw.) Iljin; в их составе значительная роль принадлежит ряду псаммофитных кустарников: *Salsola richteri* Kar., *Ephedra strobilacea* Bunge, *Aellenia subaphylla* C. A. Mey. В весеннее время здесь особенно хорошо развиты синузии, образуемые эфемерами и эфемероидами, заканчивающими вегетацию в середине мая.

Для исследования вопроса о фотодыхании было выбрано около 30 видов растений, принадлежащих к различным экологическим группам. Большинство из них составляют аборигенные псаммофитные деревья и кустарники: *Ammodendron conollyi* Bunge, *Haloxylon persicum* Bunge, *H. aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Salsola richteri* Kar., *Aellenia subaphylla* C. A. Mey., *Eremosparton flaccidum* Litw., *Ephedra strobilacea* Bunge, *Astragalus paucijugus* C. A. Mey., *Smirnovia turkestana* Bunge; длительно вегетирующие травянистые растения и дерновинные злаки: *Horaninovia ulicina* Fisch. et Mey., *Convolvulus divaricatus* Regel et Schmalh., *Aristida pennata* Trin., *A. karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev., а также некоторые эфемеры: *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir., *Senecio subdentatus* Ledeb. Кроме того, были изучены некоторые древесные породы, интродуцированные в Юго-Восточных Каракумах (*Populus pruinosa* Schrenk, *Gieditschia triacanthos* L.), и ряд сорных растений: *Alhagi camelorum* Fisch.,

Glycyrrhiza glabra L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Cynodon dactylon* (L.) Pers.

Из культурных растений были изучены *Zea mays* L. и *Phaseolus vulgaris* L. Как известно, фасоль является типичным растением, имеющим фотодыхание, а у кукурузы оно отсутствует.

В процессе работы у всех исследованных видов растений были изучены особенности анатомического строения их ассимилирующих органов. На основании работ О. Н. Радкевич и В. К. Василевской (Радкевич, 1934; Василевская, 1940) и собственных данных, изученные виды растений можно разделить на три группы. К первой из них принадлежат виды, имеющие обычное строение мезофилла и хорошо выраженную палисадную и губчатую паренхиму. К этой группе относится большинство видов, имеющих типичные листья: *Ammodendron conollyi*, *Smirnovia turkestana*, *Populus pruinosa*. Вторая группа растений по строению мезофилла характеризуется наличием специфических ассимилирующих клеток, образующих обкладку вокруг проводящих пучков. Типичные клетки обкладки имеются у *Atriplex dimorphostegia*, *Aristida pennata*, *A. karelinii*, *Cynodon dactylon*, *Zea mays*. Наконец, к третьей группе относятся все афильные виды.

Некоторые методические подходы к исследованию процессов выделения CO_2 на свету

Исследование фотодыхания, процесса по газообмену, противоположного фотосинтезу, наталкивается на большие методические трудности. В связи с этим предпринимаются попытки использовать косвенные приемы для выявления этого процесса. Некоторые методические подходы, особенно при изучении газообмена, оказываются аналогичными тем, которые использовались ранее при исследовании связи между фотосинтезом и темновым дыханием. Исследование фотодыхания может также производиться на разных уровнях: изучение газообмена (по CO_2 и O_2), субстратов и их локализации в специальных структурах клетки, изучение ферментных систем, участвующих в этом процессе. Достаточно подробный перечень методов и подходов, используемых для изучения фотодыхания, приводится в обзоре Джексона (Jackson a. Volk, 1970).

Из различных методических подходов для исследования фотодыхания мы были вынуждены ограничиться теми, которые можно было использовать в условиях Репетека.

Одним из таких приемов для обнаружения фотодыхания является исследование выделения $C^{14}O_2$ (введенной в листья в ходе предшествовавшего фотосинтеза) в атмосфере без $C^{14}O_2$. По данным ряда авторов (Zelitch, 1968; Ludwig и др., 1969; Goldsworthy, 1970), большее выделение $C^{14}O_2$ на свету по сравнению с темнотой зависит от целого ряда условий; так, выделение $C^{14}O_2$ на свету усиливается при повышении освещенности, парциального давления O_2 и имеет бóльшую температурную зависимость, чем выделение $C^{14}O_2$ в темноте (см. обзоры: Jackson a. Volk, 1970; Goldsworthy, 1970). Получаемые результаты во многом зависят от способа проведения измерений. При этом решающее влияние на величину выделения $C^{14}O_2$ на свету, по-видимому, оказывает скорость тока воздуха (Быков, 1962; Hew и др., 1969а, б). По данным Хью и Кроткова (Hew и др., 1969 а, б) при скорости тока, меньшей чем 1 л/мин., выделение $C^{14}O_2$ на свету оказывается ниже, чем в темноте.

В связи с различиями в методах, используемых при определении фотодыхания, а также вследствие использования в разных исследованиях различных объектов, имеющиеся в литературе данные носят относительный характер и мало сопоставимы. При использовании для определения фотодыхания индикаторного метода основные различия обусловлены, по-видимому, различными экспозициями в атмосфере $C^{14}O_2$ при фотосинтезе (Nishida, 1962; Moss, 1966; Holmgren a. Jarvis, 1967).

Другим методическим подходом при исследовании фотодыхания, который можно использовать в полевых условиях, является изучение связи между газообменом и метаболизмом. Из работ Целича (Zelitch, 1966) следует, что основным субстратом, обеспечивающим выделение $C^{14}O_2$ на свету в процессе фотодыхания, является гликолат. При этом $C^{14}O_2$ выделяется в большем количестве, если метка содержится в карбоксиле гликолата. Однако в присутствии экзогенного меченого гликолата наблюдается относительно слабое выделение $C^{14}O_2$ (Kisaki a. Tolbert, 1970). Поиски других субстратов фотодыхания привели к заключению, что выделение $C^{14}O_2$ происходит из глицина при превращении двух молекул его в серин (Kisaki a. Tolbert, 1970). При этом в присутствии экзогенного глицина, меченного в первом положении, выделяется больше $C^{14}O_2$, чем с меткой во втором положении.

В нашей работе газообмен пустынных растений на свету и в темноте изучался с помощью $C^{14}O_2$. В первой серии опытов исследовалось выделение $C^{14}O_2$ после 3-минутного фотосинтеза в атмосфере с меченой $C^{14}O_2$, во второй — выделение $C^{14}O_2$ после инфильтрации листьев экзогенным меченым глицином-1-C^{14}.

При выборе экспозиции в первой серии опытов мы исходили из того, что время пребывания растений в $C^{14}O_2$ не должно быть очень длительным (десятки минут). При длительных экспозициях относительно большую метку приобретают субстраты темнового дыхания (Филиппова и др., 1964), и в таком случае выделение $C^{14}O_2$ может быть результатом двух одновременно идущих процессов — фотодыхания и темнового дыхания гетеротрофных тканей листа. С другой стороны, уменьшение экспозиции могло бы привести к относительному увеличению количества рыхлосвязанной $C^{14}O_2$, что также может исказить истинную картину выделения $C^{14}O_2$ на свету. Для уменьшения возможности выделения рыхлосвязанной углекислоты после 3-минутного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ листья оставлялись на свету при естественной концентрации CO_2 в течение 1 минуты.

Введение $C^{14}O_2$ в листовую камеру производилось с помощью шприца и газгольдера-дозатора (Мокроносов, 1970). Удельная радиоактивность $C^{14}O_2$ составляла около 500 mC/л CO_2. После окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ и 1 минуты ее «довосстановления» исходная проба листьев делилась на 2 части, которые быстро переносились в листовые камеры (объемом 150 мл). При этом одна из камер затемнялась. Измерения температуры воздуха внутри освещенной и затемненной камер показали, что максимальная разница температуры в этих камерах составляла 2—3°. Выделение $C^{14}O_2$ происходило в атмосферу без CO_2. Для этого листовые камеры соединялись с поглотителем, заполненным 20% KOH. Прокачивание воздуха по замкнутой системе производилось микрокомпрессорами, обеспечивавшими ток воздуха со скоростью 1 л/мин. Продолжительность опытов составляла 10 минут. Путем приливания $BaCl_2$ к образовавшемуся в ходе опыта раствору $KOH+K_2CO_3$ получали осадок $BaC^{14}O_3$, который отфильтровывали через бумажный фильтр. Осадок высушивался и просчитывалась его радиоактивность.

Во второй серии опытов раствор глицина-1-C^{14} вводился в листья путем вакуум-инфильтрации. Раствор приготовлялся таким образом, что в 1 мл его содержалось 66 μM глицина, радиоактивность составляла 30 mC/л. Контролем в этом случае служили листья, инфильтрированные водой. Регистрация выделения $C^{14}O_2$ производилась таким же образом, как и в первой серии опытов.

Для устранения реассимиляции $C^{14}O_2$ использовался диурон в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ M.

Результаты исследований

Рассмотрение полученных данных мы начнем с опытов, где после 3-минутного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ исследовалось выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте. При просмотре табл. 1, где представлены средние дан-

ТАБЛИЦА 1

Выделение $C^{14}O_2$ на свету и интенсивность фотосинтеза у растений Юго-Восточных Каракумов

Вид	Наличие клеток обкладок	Максимальная интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/сух. веса час		Ассимилировано $C^{14}O_2$ в 10^{-3} имп/мин. за 3 мин.	Выделено $C^{14}O_2$ за 10 мин.				Коэффициент С/Т
					в 10^{-3} имп./мин.		в процентах от ассимилированного углерода		
		потенциальный	видимый		на свету	в темноте	на свету	в темноте	
Salsola richteri Kar.	—	35	18	50	0.11	2.6	0.2	5.2	0.04
Haloxylon aphyllum (Minkw.) Iljin	—	35	12	300	0.11	1.2	0.04	0.4	0.1
H. persicum Bunge	—	40	11	260	0.11	0.7	0.04	0.3	0.1
Aristida pennata Trin.	+	92		59	0.17	1.6	0.3	2.7	0.1
A. karelinii (Trin. et Rupr.) Roshev.	+	116	52	52.7	0.39	1.5	0.7	2.8	0.2
Aellenia subaphylla C. A. Mey.	—	24		33.3	0.9	3.8	2.7	11.4	0.2
Zea mays L.	+	95			0.4	1.5			0.3
Astragalus chivensis Bunge	—			38.0	0.6	1.8	1.6	4.7	0.3
Calligonum caput-medusae Schrenk	—	23	12	12.0	1.0	2.9	0.8	2.4	0.3
Tamarix ramosissima Ledeb.	—			16.0	0.7	2.0	4.4	12.5	0.3
Horaninowia ulicina Fisch. et C. A. Mey.	—	39	25	83.0	1.6	3.6	1.9	4.3	0.4
Cynodon dactylon (L.) Pers.	+			172.0	3.1	8.3	1.8	4.8	0.4
Alhagi camelorum Fisch.	—	85	7	21.9	0.3	0.9	2.5	4.1	0.6
Eremosparton flaccidum Litw.	—	34	5	72.3	0.3	0.5	0.4	0.7	0.6
Astragalus paucijugus C. A. Mey.	—	88	22	29.5	0.8	1.1	2.7	3.7	0.7
Heliotropium arguzioides Kar. et Kir.	—	78	24	95.0	2.6	3.3	2.7	3.5	0.8
Convolvulus divaricatus Regel et Schmalh.	—	70	27	60.0	2.5	2.4	4.2	4.0	1.0
Atriplex dimorphostegia Kar. et Kir.	+	170		92.0	4.4	4.4	4.8	4.8	1.0
Ephedra strobilacea Bunge	—	30	4	35.0	0.9	0.9	2.6	2.6	1.0
Ammodendron conollyi Bunge	—	71	20	129.0	4.0	4.1	3.2	3.2	1.0
Glycyrrhiza glabra L.	—			63.0	3.7	3.3	5.9	5.2	1.1
Populus pruinosa Schrenk	—	63	22	46.0	1.5	1.3	3.3	2.8	1.2
Gleditschia triacanthos L.	—	57	16	25.0	0.7	5.6	2.8	2.2	1.3
Phaseolus vulgaris L.	—				11.6	8.0			1.4
Smirnovia turkestana Bunge	—	135	39	58.0	2.7	1.7	4.7	2.9	1.6
Senecio subdentatus Ledeb.	—	190	60	122.0	8.3	5.1	6.8	4.2	1.6

ные, полученные для разных видов, обращают на себя внимание значительные колебания величины отношения выделяемых количеств $C^{14}O_2$ на свету и в темноте (коэффициент С/Т). Из исследованных 26 видов растений у 21 вида коэффициент С/Т меньше или равен 1 и только у 5 видов это отношение больше 1. При этом наименьшие величины С/Т, равные 0.04—0.4, отмечены у таких видов, как *Haloxylon aphyllum*, *Salsola richteri*, *Aristida karelinii*, а наибольшие (1.4—1.6) — у *Senecio subdentatus* и культурного растения — *Phaseolus vulgaris*. Как правило, близкородственные виды имеют сходные значения этого показателя, хотя, вероятно, на его величину влияют условия проведения опытов и физиологическое состояние растений. Максимальные различия (в 2 раза) в величине коэффициента были отмечены у *Ammodendron conollyi* при несколько разном характере проб (веточки или отдельные листочки). Для других видов растений максимальные различия в величине коэффициента С/Т в разные дни определений составляли ±15%.

Далее остановимся на результатах опытов, где для устранения реассимиляции $C^{14}O_2$ вводился диурон (табл. 2). Поскольку введение диурона в листья производилось путем инфильтрации, в контрольные пробы инфильтрировалась вода. Как показывают представленные данные, сам процесс инфильтрации листьев водой оказывает большое влияние на количество $C^{14}O_2$, выделяемой на свету. При этом у отдельных видов растений проявляются различия. У растений с хорошо развитыми листьями количество выделяемой $C^{14}O_2$ при инфильтрации водой уменьшается в 3—7 раз. Наоборот, у растений с редуцированными листьями, у которых ассимилирующими органами являются побеги с хорошо развитой водоносной тканью, инфильтрация водой увеличивает выделение $C^{14}O_2$ (*Haloxylon aphyllum*). Поскольку в темноте инфильтрация водой оказывает значительно меньшее влияние на количество выделяющейся $C^{14}O_2$, можно предполагать, что инфильтрированная вода создает сопротивление диффузии углекислоты из листа и этим способствует реассимиляции $C^{14}O_2$ на свету в самом листе.

Как показали опыты, диурон не влияет на количество $C^{14}O_2$, выделяемое из листа в темноте, поэтому в табл. 2 представлены лишь данные по действию диурона на газообмен $C^{14}O_2$ на свету. В вариантах опыта, где производилась инфильтрация диурона, величина коэффициента С/Т увеличивалась в 1.5—4 раза, но, как правило, не достигала его уровня у неинфильтрированных листьев.

ТАБЛИЦА 2

Влияние инфильтрации диурона на выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте (в 10^{-3} имп./мин. на 100 мг сух. веса)

Вид	Неинфильтрованные листья			Инфильтрованные листья				
				водой			диуроном	
	свет	темнота	С/Т	свет	темнота	С/Т	свет	$C_{инг.}/C_{контр.}$
Aristida karelinii	1.2	4.4	0.3	0.1	0.3	0.3	0.2	2
Haloxylon aphyllum	0.2	2.5	0.1	0.8	2.1	0.4	1.7	2
	0.1	1.4	0.1	0.4	1.6	0.3		
Salsola richteri	0.2	1.7	0.1	0.2	0.9	0.2	0.2	1
Atriplex dimorphostegia	4.7	4.7	1.0	1.5	2.9	0.5	2.3	1.5
Smirnovia turkestana	2.2	1.7	1.3	0.4	1.4	0.3	1.4	3.5
Senecio subdentatus	8.3	4.2	2.0	1.0	3.9	0.2	3.8	3.9
Heliotropium arguzioides	2.8	2.8	1.0	0.2	0.9	0.2	0.6	3
Phaseolus vulgaris	6.4	4.5	1.4	0.5	—	—	1.0	2
Glycyrrhiza glabra	—	—	—	0.2	1.0	0.2	0.4	2
Ammodendron conollyi	—	—	—	0.2	—	—	0.2	1

При анализе результатов опытов с глицином, представленных в табл. 3, можно отметить, что все исследованные виды растений достаточно быстро метаболизировали инфильтрированный в них глицин-1-C^{14}. Истинную картину газообмена можно получить на основе данных по выделению $C^{14}O_2$, рассчитанных на количество метаболизированного глицина; поэтому 6 видов растений были подвергнуты радиохимическому анализу, при помощи которого исследовалось распределение C^{14} среди отдельных органических веществ. Сопоставление результатов опытов, где выделение $C^{14}O_2$ рассчитывалось на общую радиоактивность материала (что не требует выполнения радиохимического анализа) или на количество метаболизированного глицина-1-C^{14}, не меняет основного вывода о порядке величины отношения С/Т или об отношении ингибитор/контроль (табл. 3).

На свету за 10 минут экспозиции выделяется 1—3% от количества метаболизированного глицина, в темноте — 1—11%. Коэффициент С/Т в опытах с глицином колеблется от 0.9 до 2.3. При этом только у *Atriplex* на свету выделяется больше $C^{14}O_2$, чем в темноте. При совместной инфиль-

ТАБЛИЦА 3

Выделение $C^{14}O_2$ на свету и в темноте при инфильтрации листьев глицином-1-C^{14}

Вид	Выделение $C^{14}O_2$ в процентах от количества метаболизированного глицина			С/Т	Ингибитор/контроль
	свет	свет + диурон	темнота		
Senecio subdentatus	2.3	3.9	3.4	0.7	1.7
Aristida karelinii	0.9	0.8	1.8	0.5	0.9
Zea mays	2.9	1.9	10.2	0.3	0.6
Atriplex dimorphostegia	2.1	—	0.9	2.3	—
Phaseolus vulgaris	2.4	3.5	2.1	1.1	1.5
Haloxylon aphyllum	2.0	3.1	11.3	0.2	1.5

трации глицина вместе с диуроном не отмечено столь заметного усиления выделения $C^{14}O_2$, как в первой серии опытов.

В табл. 4 представлены данные по распределению C^{14} среди отдельных фракций и органических веществ при введении экзогенного глицина на свету и в темноте. Глицин, инфильтрированный в листья, быстро метаболизирует и к концу 10 минут экспозиции в глицине остается от 7 до 27% от общей радиоактивности материала

При рассмотрении данных по количественному распределению C^{14} среди отдельных органических веществ у разных видов обращает на себя внимание общее сходство в метаболизации глицина на свету. Наибольшее количество C^{14}, как правило, сосредоточивается в веществах углеводной природы (38—50% от количества метаболизированного глицина) и свободных аминокислотах (35—39%). У *Senecio subdentatus* и *Zea mays* радио-

ТАБЛИЦА 4

Распределение C^{14} среди отдельных органических веществ у ряда пустынных растений при инфильтрации листьев глицином-1-C^{14}

Вид	Вариант		Неметаболизированный глицин в процентах от общей радиоактивности материала	Метаболизированный глицин в имп.×10^{-3} 100 мг сухого веса за 10 мин.	Распределение C^{14} среди отдельных органических веществ в процентах от метаболизированного глицина				
	условия освещения	диурон			полисахариды	сахара	сумма углеводов	органические кислоты	сумма аминокислот без глицина
Senecio subdentatus	Свет	—	27	46.0	6	20	26	24	38
		+	18	44.0	7	28	35	26	32
	Темнота	—	22	46.0	5	23	28	20	41
Aristida karelinii	Свет	—	13	14.4	14	24	38	17	39
		+	16	15.0	7	32	39	23	30
	Темнота	—	21	14.0	6	28	34	20	37
Zea mays	Свет	—	18	22.0	9	25	34	15	42
		+	8	20.4	9	23	32	18	44
	Темнота	—	14	18.6	9	17	26	13	54
Phaseolus vulgaris	Свет	—	16	48.0	13	37	50	22	24
		+	18	36.0	15	33	48	22	25
	Темнота	—	24	39.0	13	28	41	22	28
Haloxylon aphyllum	Свет	—	8	4.3	9	31	40	22	35
		+	11	2.8	11	35	46	25	26
	Темнота	—	7	3.6	11	33	44	33	21
Atriplex dimorphostegia	Свет	—	9	42.0	8	34	42	20	35
	Темнота	—	12	47.0	8	28	36	17	41

активность в углеводах не превышает 26 и 34% соответственно. *Phaseolus vulgaris* отличается от других исследованных видов сравнительно низкой радиоактивностью свободных аминокислот (24%). В темновых вариантах не отмечено принципиальных различий в характере распределения C^{14} среди отдельных органических веществ: сравнительно высокий процент C^{14} обнаруживается в сахарах и полисахаридах (27—40%). У *Zea mays* и на свету и в темноте не наблюдается накопления метки C^{14} в углеводах (около 27%), основная радиоактивность сосредоточивается во фракции свободных аминокислот (54%). Поскольку световые и темновые варианты мало отличаются друг от друга по распределению C^{14}, инфильтрация диурона не оказывает существенного влияния на метаболизм C^{14} на свету.

Обсуждение результатов

В работе была предпринята попытка по выделению $C^{14}O_2$ на свету и в темноте из листьев пустынных растений ряда видов, выяснить некоторые вопросы, связанные с проблемой фотодыхания.

Использование этого метода имеет большие ограничения, поскольку удельная активность выделяемого на свету и в темноте $C^{14}O_2$ различна вследствие возможных различий в субстратах темнового дыхания и фотодыхания. Это может сильно искажать истинную картину газообмена. Кроме того, применяя данный метод, нельзя длительно экспонировать листья растений в атмосфере $C^{14}O_2$ (Nishida, 1962), так как в этом случае мечеными оказываются не только метаболиты фотосинтеза, но и субстраты темнового дыхания. Выбор экспозиции для фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$, по-видимому, должен определяться скоростью наполнения гликолатного пула (Hess a. Tolbert, 1966; Zelitch, 1966).

Отдавая себе отчет в несовершенстве избранного для определения фотодыхания метода, мы все же попытались использовать его для массовых определений в целях выяснения видовой специфичности пустынных растений по количеству $C^{14}O_2$, выделяемому ими на свету и в темноте (коэффициент С/Т). При этом на основании литературных данных допускалось, что в темноте у всех видов растений дыхательными субстратами в основном являются сахара, а на свету, кроме того (у видов растений, имеющих фотодыхание), — глицин и гликолевая кислота.

По величине коэффициента С/Т изученные растения можно условно разбить на три группы: у растений первой группы выделение $C^{14}O_2$ на свету меньше, чем в темноте (С/Т меньше 1); у растений второй группы количество $C^{14}O_2$, выделяющейся на свету и в темноте, одинаково (С/Т равно 1), тогда как у растений третьей группы выделение $C^{14}O_2$ на свету превышает таковое в темноте, и величина С/Т больше 1. Отмечено, что виды растений, принадлежащие к различным семействам, несколько различаются по величинам коэффициента С/Т. Так, например, у разных видов *Leguminosae*, не имеющих клеток обкладки, величина коэффициента С/Т изменяется от 0.3 до 1.6, а у исследованных злаков — только от 0.1 до 0.4. Все изученные нами виды злаков имеют хорошо выраженные клетки обкладки. Однако наличие клеток обкладки не всегда связано с низкой величиной коэффициента С/Т; так, у *Atriplex dimorphostegia* клетки обкладки хорошо выражены, а С/Т=1. Все афильные виды из сем. *Chenopodiaceae* (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Salsola richteri*, *Aellania subaphylla*), у которых несколько слоев ассимилирующей паренхимы располагаются вокруг проводящих пучков и имеют очень низкий коэффициент С/Т (от 0.04 до 0.2). То, что величины коэффициента С/Т у некоторых видов бобовых могут быть больше 1, подтвердилось также определениями А. Т. Мокроносова, проведенными у растений в окрестностях Свердловска. У злаков величина коэффициента С/Т обычно была меньше 1.

Поскольку в литературе встречаются указания на то, что виды, имеющие клетки обкладки, характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза (Tregunna и др., 1966; El-Sharkawy и др., 1967), мы сравнили

эти показатели. При этом сопоставление проводилось как с максимальными величинами потенциальной интенсивности фотосинтеза, так и с интенсивностью видимого фотосинтеза (определения проведены В. Л. Вознесенским). Корреляции между величиной С/Т и интенсивностью фотосинтеза, свойственной данному виду, обнаружить не удалось. Так, среди видов растений с относительно низкой величиной коэффициента С/Т имеются виды как с высокой, так и с низкой интенсивностью видимого фотосинтеза. Так, например, *Aristida karelinii* и *Haloxylon aphyllum* имеют близкие коэффициенты С/Т (0.1 и 0.2), а максимальная интенсивность видимого фотосинтеза у них очень различна (52 и 12 мг CO_2/г сух. веса в час).

Основываясь на литературных данных о большей температурной зависимости фотодыхания по сравнению с фотосинтезом, мы попытались сопоставить характер температурных кривых фотосинтеза у разных видов растений каракумской пустыни. По представлениям Целич (1966, 1968; Zelitch, Day, 1968), спад интенсивности фотосинтеза в области высоких температур у растений, имеющих фотодыхание, должен происходить более круто, чем у растений, у которых фотодыхание отсутствует.

Сравнение температурных кривых фотосинтеза (потенциального и видимого — см. Вознесенский и др., 1970) с особенностями анатомического строения ассимиляционных органов растений разных видов, имеющих и не имеющих клетки обкладки (что, по литературным данным, должно коррелировать с отсутствием или наличием у них связи фотодыхания), показывает, что между этими показателями нет взаимосвязи. Нам представляется, что снижение фотосинтеза при возрастании температуры скорее можно объяснить увеличением интенсивности темнового дыхания. По определениям, проведенным В. Л. Вознесенским у 10 видов растений Каракумов, интенсивность темнового дыхания значительно возрастает при повышении температуры выше 30°. Именно в этой области температур отмечается перегиб температурной кривой видимого фотосинтеза.

Для устранения реассимиляции $C^{14}O_2$ были проведены опыты с инфильтрацией листьев диуроном, ингибирующим фотосинтез; при этом действительно увеличивалось выделение $C^{14}O_2$. Однако инфильтрация листьев водой также значительно изменяла выделение $C^{14}O_2$, так что интерпретация данных в вариантах с ингибитором представила большие затруднения.

В опытах с инфильтрацией листьев меченым глицином предполагалось проследить, связаны ли различия, отмечаемые по выделению $C^{14}O_2$ у разных видов на свету, с утилизацией глицина как субстрата фотодыхания. Результаты проведенных опытов показали, что все 6 исследованных видов растений за 10 минут экспозиции достаточно быстро утилизируют глицин. При этом у растений, имеющих клетки обкладки, например у *Zea mays* и *Atriplex dimorphostegia*, количество метаболизированного глицина такое же, как у видов, не имеющих этих клеток. На свету после инфильтрации глицином у них выделяется в виде $C^{14}O_2$ 0.9—2.9% в расчете на метаболизированный глицин, а в опытах в темноте — 1—11%. При этом инфильтрация листьев диуроном не повышает существенно количества выделяющегося CO_2. Таким образом, данные по инфильтрации листьев глицином не подтвердили предположения, что он как специфический субстрат фотодыхания быстрее утилизируется на свету. Отсутствие специфического влияния света на утилизацию глицина подтверждают и результаты, полученные при исследовании метаболизма на свету и в темноте экзогенного глицина, инфильтрированого в листья. В отличие от литературных данных (Miflin и др., 1966; Marker a. Whittingham, 1967) о существенных различиях в количестве C^{14}, обнаруживаемом в отдельных соединениях на свету и в темноте, в наших опытах не отмечалось специфического влияния света на включение C^{14} в сахара и полисахариды. Под влиянием диурона в большинстве случаев отмечалась стимуляция выделения $C^{14}O_2$, и только иногда — уменьшение его выделения. Известно, что диурон оказывает существенное влияние на фотосинтетический метаболизм углерода (Gould a. Bassham, 1965, и др.); поэтому нельзя считать, что он только устраняет реассимиляцию $C^{14}O_2$.

Таким образом, при исследовании выделения $C^{14}O_2$ на свету и в темноте (С/Т) у ряда растений пустынной флоры не обнаружено связи этих процессов ни с интенсивностью видимого фотосинтеза, ни с анатомическими особенностями. Проблема фотодыхания оказывается более сложной, чем это считалось раньше, и требует дальнейшего исследования.

В заключение пользуемся случаем поблагодарить сотрудников песчано-пустынной станции Института пустынь АН Туркм. ССР и его директора С. Вейисова за предоставленную возможность выполнить настоящее исследование.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д. (1962). К анализу кинетики газообмена растений на свету. Физиолог. раст., 9, 4 : 408—414. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, 14, 62 : 48—158. — Вознесенский В. Л., Р. М. Рейнус и О. В. Заленский. (1970). Влияние температуры на фотосинтез пустынных растений в Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 5 : 21—29. — Дубянский В. А. (1928). Песчаная пустыня Юго-Восточных Кара-Кумов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19, 4. — Заленский О. В., В. Л. Вознесенский, Р. М. Рейнус. (1968). Фотосинтез растений пустыни Кара-Кумы. Тезисы докл. Всес. научн. конф. по изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. — Коровин Е. П., Д. Н. Кашкаров. (1934). Типы пустынь Туркестана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, 1 : 301—331. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Кара-Кумов (Репетек). Тр. Репетекск. песчано-пустын. станц. АН Туркм.ССР, III : 141. — Мокроносов А. Т. (1970). Методические возможности оценки фотосинтетического метаболизма углерода в полевых условиях. Тез. докл. Всес. совещ. по унификации методов и приборов для массовых измерений интенсивности фотосинтеза. Л.— Петров М. П. (1935). Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в Юго-Восточных Кара-Кумах. Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 4 : 9—66. — Радкевич О. Н. (1934). Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Кара-Кумы. В сб.: Хозяйств. освоение пустынь Средней Азии и Казахстана : 83—132. — Семенова О. А. (1961). Климатическое описание Каракумов. Тр. Среднеаз. н.-и. гидрометеор. инст., 6, 21. — Филиппова Л. А., В. Л. Вознесенский и В. Ф. Богаткина. (1964). Об использовании в дыхании продуктов фотосинтеза. Физиолог. раст., 11, 1 : 43—48. — Crookston R. K., D. N. Moss. (1970). The relation of carbon dioxide compensation and chlorenchymatous vascular bundle sheaths in leaves of dicots. Plant Physiol., 46, 4 : 564—567. — Downton W. J. S., E. B. Tregunna. (1968). Carbon dioxide compensation — its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the *Gramineae* and leaf anatomy. Canad. J. Bot., 46, 1 : 207—215. — El-Sharkawy M. A., R. S. Loomis, W. A. Williams. (1967). Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. Physiol. Plantar., 20, 1 : 171—186. — Goldsworthy A. (1970). Photorespiration. Bot. Rev., 36, 4 : 321—340.— Gould E. S. a. J. A. Bassham. (1965). Inhibitor studies on the photosynthetic carbon reduction cycle in *Chlorella pyrenoidosa*. Biochim. Biophys. Acta, 102, 1 : 9—19. — Heath O. V. S., H. Meidner, D. C. Spanner. (1967). Compensation points and carbon dioxide enrichment for lettuce grown under glass in winter. J. Exp. Bot., 18, 57 : 746—751. — Hess J. L., N. E. Tolbert. (1966). Glycolate, glycine, serine and glycerate formation during photosynthesis. by tobacco leaves. J. Biol. Chem., 241, 23 : 5705—5711. — Hew C. S., G. Krotkov, D. T. Canvin. (1969a). Determination of the rate of CO_2 evolution by green leaves in light. Plant Physiol., 44, 5 : 662—670. — Hew C. S., G. Krotkov, D. T. Canvin. (1969б). Effect of temperature on photosynthesis and carbon dioxide evolution in light and darkness by green leaves. Plant Physiol., 44, 5 : 671—677. — Holmgren P., P. G. Jarvis. (1967). Carbon dioxide efflux from leaves in light and darkness. Physiol. Plantar., 20, 4 : 1045—1051. — Jackson W. A. a. R. J. Volk. (1970). Photorespiration Ann. Rev. Plant Physiol., 21 : 385—432. — Kisaki T., N. E. Tolbert. (1970). Glycine as a substrate for photorespiration. Plant a. Cell Physiol., 11, 2 : 247—258. — Ludwig L. J., G. Krotkov, D. T. Canvin. (1969). The relationship of the products of photosynthesis to the substrates for CO_2 evolution in light and darkness. In: Progress in Photosynthesis Research, 1 : 494—502. — Marker A. F. H., C. P. Whittingham. (1967). The site of synthesis of sucrose in green plant cells. J. Expt. Bot., 18, 57 : 732—739. — Miflin B. J., A. F. H. Marker, C. P. Whittingham. (1966). The metabolism of glycine and glycolate by pea leaves in relation to photosynthesis. Biochim. Biophys. Acta, 120, 2 : 266—273. — Moss D. N. (1966). Respiration of leaves in light and darkness. Crop. Sci., 6 : 351—354. — Nishida K. (1962). Studies on reassimilation of respiration CO_2 in illuminated leaves. Plant and Cell Physiol., 3, 2 : 111—124. — Pearcy R. W., O. Björkman, A. T. Harrison a. H. A. Mooney. (1971). Photosynthetic performance of two desert species with C_4-photosynthesis in Death

Valley, California. Carnegie Inst. Year Book, 70 : 540—550. — T r e g u n n a E. B., G. K r o t k o v a. C. D. N e l s o n. (1966). Effect of oxygen on the rate of photores piration in detached tobacco leaves. Physiol. Plantar., 19, 3 : 723—733. — Z e l i t c h I. (1966). Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxydase. Plant Physiol., 41, 10 : 1623—1631. — Z e l i t c h I. (1968). Investigations on photorespiration with a sensitive C^{14}-assay. Plant Physiol., 43, 11 : 1829—1837. — Z e l i t c h I., P. R. D a y. (1968). Variation on photorespiration. The effect of genetic differences in photorespiration on net photosynthesis in tobacco. Plant Physiol., 43, 11 : 1838—1844.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Уральский государственный
Университет.

(Получено 28 IV 1972).

SUMMARY

In result of studies of the rate of evolution of $C^{14}O_2$ in light and in dark (L/D coefficient) in 26 species of plants from south-east Karakums it is statened that according to this index the typical edificator species of desert formations have no photorespiration.

The comparison of the value of L/D coefficient with the intensity of photosynthesis and with peculiarities of anatomical structure of assimilating organs (presence or absence of bundle sheath cells) has shown that there is no correlation between them Likewise, experiments with infiltration of leaves with glycine, which serves as substrate for photorespiration did not confirm the supposition that it is utilized more rapidly in light. The infiltration of leaves with DCMU — an inhibitor of photosynthesis, suppressing reassimilation of carbon dioxide, in the majority of cases induced an increase of L/D coefficient.

Thus in the authors' opinion the problem of photorespiration proves to be much more complicated, that one might think judjing by conclusions drawn in the latest literature concerned.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.527.5 : 551.432

В. Б. Куваев

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

С 3 рисунками

V. B. KUVAEV. SOME REGULARITIES OF ALTITUDIAL DISTRIBUTION OF PLANTS

Накопление данных о высотном распределении растений позволяет перейти от представлений об ареале как площади к представлению о нем как о трехмерном пространственном явлении. На основе анализа высотного распределения видов растений в горах, в том числе на южной и северной оконечностях Приполярного Урала, и изменений этого распределения с юга на север все рассмотренные виды делятся на 8 высотно-широтных групп. Проведено сопоставление графиков, отражающих изменения высотного распределения растений этих групп на разных участках хребта. Такое сопоставление позволяет судить об изменении высотного распределения вида с изменением широты на всем протяжении его ареала. Намечены возможные конфигурации широтного сечения трехмерной фигуры ареала.

Ареалогия — сравнительно молодой раздел в цикле биологических наук; естественно, что усилия исследователей этой области направлялись прежде всего на выявление закономерностей распределения видов по занимаемой ими п л о щ а д и. Соответственно и сам ареал трактуется как площадь: «Ареал — это площадь (область) обитания вида» (Алехин и др., 1957 : 200). В приведенном определении не выделяется то обстоятельство, что каждому виду свойственна известная высотная амплитуда, определяющая вертикальные границы его распространения. При этом из поля зрения ботаников выпадают закономерности высотного распределения видов; по существу они не получили отражения и в известной сводке Мейзеля (Meusel, 1943). Названный пробел остро дает знать себя в связи с тем, что для растительного покрова в целом закономерности трехмерного распределения в масштабах планеты обстоятельно рассматривались географами (Troll, 1941, 1961, и др.). Между их трудами и детально развитым учением об ареале как площади не достает соединительного звена — детально разработанных на точном материале представлений о высотном распределении отдельных видов. Отчасти недостаток внимания к высотному распределению растений объясним резким преобладанием амплитуды плоскостного распространения вида (до сотен и тысяч километров по широте и долготе), сравнительно с которой его высотная амплитуда обычно оказывается очень маленькой (сотни метров, километры по вертикали). Тем не менее в 1941 г. В. С. Говорухиным было высказано положение о том, что поскольку каждый вид имеет определенное распространение по вертикали, ареал вида должен рассматриваться как объем. Однако накопление числового фактического материала для обоснования этого положения тогда только начиналось. Высотному распределению растений в Заилийском Алатау была посвящена работа И. Г. Серебрякова (1945); по разработанной им методике велась оценка высотного распределения видов в Хибинах (Серебряков и Куваев, 1952) и на Приполярном Урале (Куваев, 1952). Известны публикации зарубежных ботаников в сходном направлении (Whittaker, 1956, 1967; Gribbon, 1968, и др.). В некоторых республиканских

«Флорах» приводятся вертикальные пределы для каждого вида (Флора Таджикской ССР, 1937—1968). Ряд работ о высотном распределении растительности включает данные об отдельных видах и их широтном продвижении по горным системам (Толмачев, 1956, и др.). Отечественными зоологами исследовалось высотное распространение животных в некоторых районах Советского Союза, в частности Северного Тянь-Шаня (Зимина, 1964).

В 1967 г. Говорухин на основе сопоставления широтного и высотного распространения разделил виды отечественной флоры на 6 групп. Эта работа представляет определенный шаг вперед в познании трехмерного распространения видов. К сожалению, в ней не использованы уже имевшиеся числовые данные, относящиеся к разным областям СССР. К тому же, как следует из названия работы, высотное распространение подразумевается в ней не как явление, принципиально свойственное всем видам, а как присущее преимущественно одной их категории — видам горным.

Накопленные материалы о вертикальном распространении видов, включая числовые данные, к настоящему времени достаточно существенны. Это делает естественным переход от представления об ареале как площади к представлению о нем как о трехмерной фигуре. Разумеется, такое истолкование ареала — абстракция, характеризующая возможную высотную амплитуду, в пределах которой вид в состоянии занять земную поверхность (хотя для накипных форм лишайников и некоторых петрофильных высших растений распространение по вертикали на отвесных поверхностях горных массивов весьма обычно). Но изображение ареала на плоскости в виде контура — также абстракция. Ни один вид не занимает сплошь площади своего ареала, и площадь эта на местности представляет не горизонтальную поверхность, а поверхность сложных очертаний и непрерывно меняющихся уровней. Если представлять ареал как трехмерную фигуру, то правомерна постановка вопроса о конфигурации ее поперечного сечения, об изменении этого сечения и обилия вида в его пределах с изменением широты и долготы местности, о возможности предугадывать эти изменения. Это тем более существенно, что для условий равнин еще Каяндером (Cajander, 1903, 1909) указаны изменения обилия и экологии вида с изменением широты и удалением от центра к периферии ареала.

Для решения этих вопросов всего естественнее было бы провести исследования высотного распределения вида или ряда видов от южного до северного предела на хребте длительного простирания по меридиану (например Уральском) и от западного до восточного предела на хребте, простирающемся по параллели. Однако охват всей протяженности таких хребтов мало реален. С 1946 г. нами проводились наблюдения по затронутой теме в Хибинах, на Приполярном Урале, в Верхоянском хребте, в горах Путорана. Для получения данных об изменении меридионального сечения трехмерной фигуры ареала использованы материалы о высотном распределении видов растений, собранные на пределах Приполярного Урала, именно на юге от хр. Сумъях-нёр (Северный Урал) до г. Нёр-Ойка (~75 км) и на севере от г. Вершина Сэлэм-ю до г. Колокольня на границе с Полярным Уралом (~50 км). Общая протяженность данного отрезка хребта по водоразделу ~260 км, по меридиану ~210 км. Разумеется, эта протяженность недостаточна, но приближенным решением явилось сопоставление высотного распределения видов, по своему общему распространению более северных и более южных. По ранее разработанной методике (Куваев, 1952; Серебряков и Куваев, 1952) прокладывались высотные профили с геоботаническими описаниями через 100 м высоты.[1] Учитывались сосудистые растения, печеночные и листостебельные мхи, кустистые и листоватые лишайники. Для каждой высотной ступени (200, 300, 400 м и т. д.) исчислялся процент встречаемости на ней данного вида. Путем сопоставления данных о встречаемости вида на каждой высотной ступени по всему профилю выявлялась кривая его высотного распределе-

[1] Все высоты приводятся над уровнем моря.

ния. На этой кривой наиболее существенны 3 показателя: нижняя и верхняя границы и высота максимума высотной приуроченности (т. е. ступень, с которой связан наибольший из показателей встречаемости вида).[1] Эти 3 показателя обычно неодинаковы на севере и юге обследованной части хребта. По их изменению, графически изображавшемуся на координатах (ось абсцисс — протяженность хребта по меридиану, ось ординат — высотные показатели вида в разных частях хребта), все виды растений были подразделены на 8 высотно-широтных групп.

I. Виды, отмеченные только на юге Приполярного Урала

Численность сосудистых растений, мхов и лишайников составляет 82 вида. Центральное место в этой группе занимают бореальные виды, широко распространенные лишь южнее и имеющие на Приполярном Урале свой северный предел. Среди них многочисленны виды, селящиеся в наиболее укрытых местообитаниях самой нижней части профиля, в подпоясе

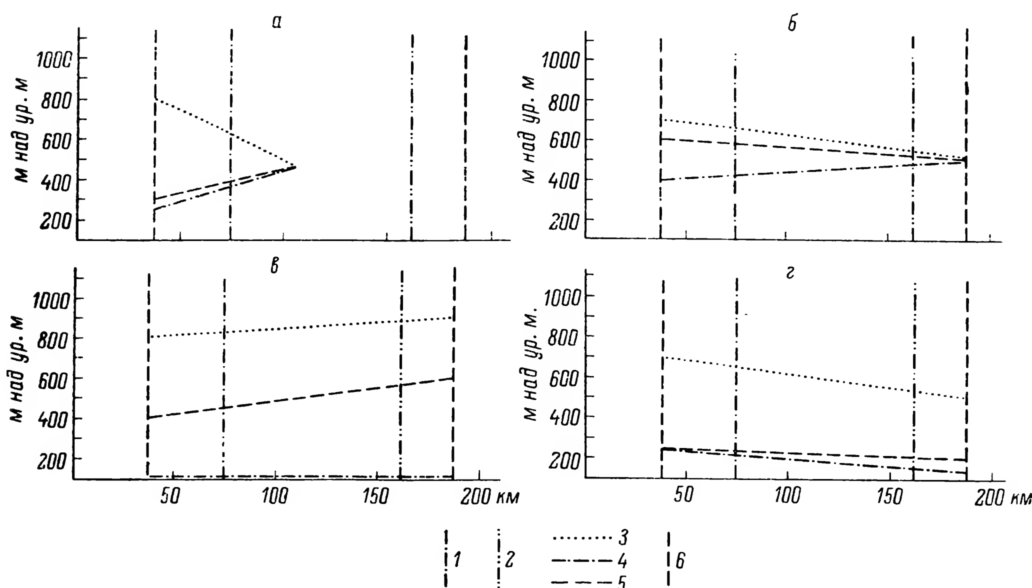


Рис. 1. Изменение высотных показателей видов растений на южной и северной оконечностях Приполярного Урала. Группы видов, у которых к северу сокращается высотная амплитуда.

а — группа I. Виды, отмеченные только на юге Приполярного Урала: *Abies sibirica*: *1* — северная граница обследованного южного отрезка Приполярного Урала; *2* — южная граница обследованного северного отрезка Приполярного Урала; *3* — верхняя граница распространения вида; *4* — нижняя граница распространения вида; *5* — максимум высотной приуроченности вида; *6* — срединные линии, на которые нанесены средние значения высоты нижней и верхней границ и максимума высотной приуроченности вида для южного и северного отрезков Приполярного Урала. *б* — группа II. Виды с сужением высотной амплитуды к северу за счет обоюдного сближения верхней и нижней границ: *Athyrium alpestre*; *в* — группа III. Виды с общим смещением распространения вверх по склону: *Veratrum lobelianum*; *г* — группа IV. Виды со снижением верхней границы распространения: *Valeriana wolgensis*.

темнохвойных лесов[2] — такие, как клюква *Oxycoccus quadripetalus* Gilib. Реже эти виды поднимаются в более высокие отделы лесного пояса, например кочедыжник женский *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, а подчас и выше предела древесной растительности, например пихта *Abies sibirica* Ledeb. (рис. 1, *а*), встречающаяся в горных тундрах в виде стланиковых и полустланиковых форм. Но особенно характерны здесь виды, сосредоточенные ниже верхнего предела древесной растительности (зверобой пятнистый *Hypericum maculatum* Crantz, ятрышник пятнистый *Orchis maculata* L.): подробнее они характеризуются при описании II группы.

[1] Нами используется терминология, предложенная И. Г. Серебряковым (1945, и др.).

[2] Здесь и в дальнейшем для краткости говорится о высотном распределении в и д а, хотя точнее было бы говорить о распределении его популяций.

II. Виды, характеризующиеся сужением высотной амплитуды к северу за счет обоюдного сближения верхней и нижней границ

Входящие сюда виды (их всего 7) также близки к северному пределу своего ареала, но в отличие от видов I группы не успевают полностью исчезнуть из растительного покрова в северной части Приполярного Урала. На юге, имея максимум высотной приуроченности у верхнего предела древесной растительности, эти виды заходят вниз местами до подножий склонов и вверх до нижнего отдела горнотундрового пояса. К северу их верхняя граница снижается, нижняя повышается и они сосредоточиваются почти исключительно в поясе ниже верхнего предела древесной растительности (~500 м). Причина этого явления, видимо, в более благоприятных условиях местообитаний ниже указанного предела. Как установлено Л. Д. Долгушиным (1940) и П. Л. Горчаковским (1954), именно в подгольцовом поясе наблюдается наибольшая мощность снегового покрова. Последний представляет хорошую защиту от зимних морозов и иссушающих ветров. Длительно тающие снежники обеспечивают постоянное водоснабжение растений на протяжении всей вегетации, в том числе и в периоды засух. Вместе с тем, как показывают наблюдения экспедиции Лимнологического института СО АН СССР в горах Путорана, характеризуемый пояс наиболее благоприятен по температурному режиму, поскольку он расположен выше зоны отрицательного действия температурных инверсий, а понижение температур из-за высотного градиента здесь еще слабо выражено.

Примерами растений этой группы могут быть бор развесистый *Milium effusum* L. и кочедыжник альпийский *Athyrium alpestre* (Hoppe) Rylands (рис. 1, *б*).

III. Виды, характеризующиеся общим смещением распространения вверх по склону

III группа (40 видов) весьма неоднородна. В ней также характерны виды бореальные, на юге размещающиеся в лесном поясе, а к северу перемещающиеся в более благоприятный пояс у верхней границы древесной растительности (подробно охарактеризованный при описании II группы). К ним относятся пион уклоняющийся *Paeonia anomala* L., грушанки малая *Pyrola minor* L. и круглолистная *P. rotundifolia* L., чемерица Лобеля *Veratrum lobelianum* Bernh. (рис. 1, *в*) и др.

IV. Виды, характеризующиеся снижением верхней границы распространения

IV группа — последняя из тех, в которых происходит то или иное сокращение высотной амплитуды распространения видов к северу. Одновременно со снижением верхней границы обычно снижается и уровень максимума высотной приуроченности: вид на севере спускается в укрытые долины или на благоприятные склоновые обитания в нижней части лесного пояса. IV группа наиболее типично отражает изменения высотного распределения б о р е а л ь н о г о элемента с продвижением к северу. Она особенно многочисленна (140 видов); к ней относятся щитовник игольчатый *Dryopteris spinulosa* (Muell.) O. Kuntze, хвощ полевой *Equisetum arvense* L., плаун баранец *Lycopodium selago* L., лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb., зубровка душистая *Hierochloë odorata* (L.) Wahl., береза белая *Betula alba* L., живокость высокая *Delphinium elatum* L., василистник малый *Thalictrum minus* L., очиток розовый (родиола розовая) *Sedum roseum* (DC.) Scop. (*Rhodiola rosea* L.), шиповник иглистый *Rosa acicularis* Lindl., кровохлебка лекарственная *Sanguisorba officinalis* L., дягиль низбегающий *Archangelica officinalis* v. *decurrens* Lallem., синюха лазурная *Polemonium coeruleum* L., валериана волжская *Valeriana wolgensis* Kasak. (рис. 1, *г*).

V. Виды без существенных высотных изменений своего распространения

Верхняя и нижняя границы видов V группы (33 вида) на протяжении исследованного отрезка хребта остаются примерно параллельны. Большая часть этих видов находится в зоне своего географического оптимума и занимает очень широкий высотный интервал — от нижних отделов лесного

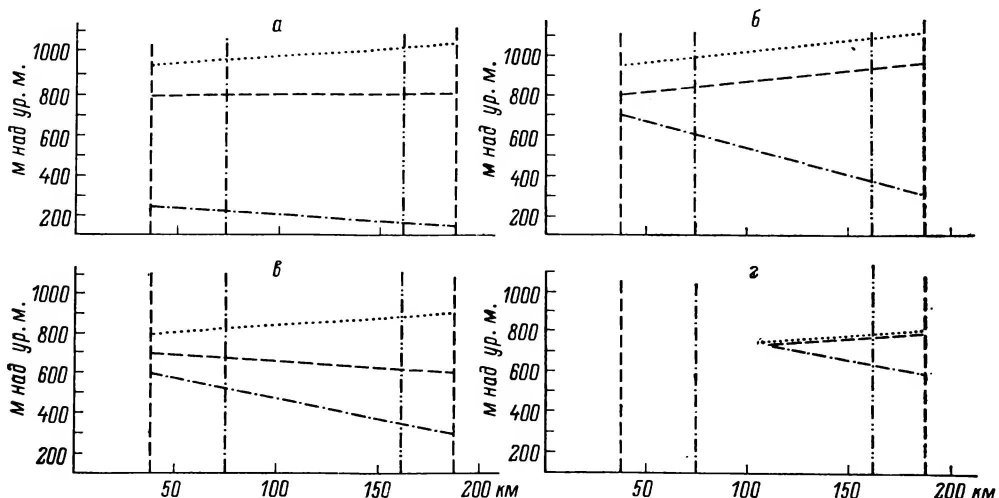


Рис. 2. Изменение высотных показателей видов растений на южной и северной оконечностях Приполярного Урала. Группы видов без изменений высотных показателей и с расширением высотной амплитуды к северу.

а — группа V. Виды без существенных высотных изменений распространения: *Vaccinium vitisidaea*; *б* — группа VI. Виды, характеризующиеся снижением нижней границы: *Lycopodium selago* ssp. *arcticum*; *в* — группа VII. Виды с расширяющейся высотной амплитудой за счет повышения верхней границы и снижения нижней: *Ledum palustre*; *г* — группа VIII. Виды, отмеченные только на севере Приполярного Урала: *Pedicularis amoena*. Обозначения те же, что на рис. 1.

пояса до холодных каменных пустынь. Как и следовало ожидать для приполярных широт, наиболее характерны здесь гипоарктические виды, часто ведущие себя как высотные убиквисты. Здесь могут быть отмечены плауны годичный *Lycopodium annotinum* L. и обоюдоострый *L. complanatum* v. *anceps* Aschers., можжевельники обыкновенный *Juniperus communis* L. и сибирский *J. sibirica* Burgsd., смородина черная *Ribes nigrum* L., черника *Vaccinium myrtillus* L., брусника *V. vitis-idaea* L. (рис. 2, *а*).

VI. Виды, характеризующиеся снижением нижней границы распространения

Арктоальпийские, реже арктические виды, преобладающие в VI группе (68 видов), на юге обследованной части Урала встречаются только в каменно-пустынном и горнотундровом поясах. С удалением к северу по мере усиления суровости климата во всех поясах эти виды спускаются все ниже, заходя подчас в нижние отделы лесного пояса. При этом к северу их верхняя граница остается на уровне самых высоких вершин, а максимум высотной приуроченности опускается вслед за нижней границей или остается приблизительно на прежнем уровне. Примерами могут служить арктический баранец *Lycopodium selago* ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. (*L. appressum* V. Petrov, рис. 2, *б*), вороника *Empetrum nigrum* L. s. l., синюха остролепестная *Polemonium acutiflorum* Willd. и многие другие.

VII. Виды с расширяющейся высотной амплитудой за счет повышения верхней и снижения нижней границ распространения

Входящие в VII группу виды относятся большей частью к гипоарктическим, но более северным, чем виды V группы; именно на северном пределе Приполярного Урала они входят в зону своего географического оптимума. С этим связано резкое расширение их высотной амплитуды к северу: верхняя их граница повышается при одновременном понижении нижней. Занимая на юге сравнительно ограниченную часть высотного профиля, они на севере нередко становятся высотными убиквистами. Здесь могут быть названы княжик сибирский *Atragene sibirica* L. и багульник болотный *Ledum palustre* L. (рис. 2, *в*).

VIII. Виды, отмеченные только на севере

В последней группе из общего числа 157 видов наиболее характерны виды, почти не заходящие на юг далее северной оконечности Приполярного Урала и встречающиеся здесь преимущественно на максимальных высотах, в поясах холодных каменных пустынь и горных тундр. Чаще они относятся к арктическому географо-генетическому элементу: это астрагалы (*Astragalus* spp.), крупки (*Draba* spp.), мытники — шерстистый *Pedicularis lanata* v. *dasyantha* Trautv. и приятный *P. amoena* Adams (рис. 2, *г*) и пр. Многочисленны и арктоальпийские виды, в частности отмечены щитовник пахучий *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, толокнянка *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (южнее на Приполярном Урале становящаяся редкой и в наших описаниях для этой части хребта не отмеченная) и др.

Перечисленные высотно-широтные группы могут быть разделены на 3 категории: 1) группы видов, претерпевающих к северу сокращение высотной амплитуды (I—IV); 2) группа, остающаяся без изменений (V); 3) группы видов с расширяющейся высотной амплитудой к северу (VI—VIII).

Наблюдения за высотным распределением различных северных растений показывают, что в большинстве случаев его изменения у разных видов аналогичны, но у одних видов наступают южнее, у других севернее. Это естественно, поскольку все они являются видами северной флоры и подчиняются в общем одним и тем же закономерностям. Сознавая известную вероятность неточности, мы считаем все же возможным предположить, что прослеженные изменения высотного распределения видов с изменением широты отражают общую закономерность, касающуюся широтного сечения трехмерной фигуры ареала в целом. Она выражается в том, что на северном пределе ареала вид ютится в наиболее укрытых сниженных местоположениях или в поясе ниже верхней черты древесной растительности, отличающемся рядом экологически благоприятных черт; при продвижении к югу по горной системе вид, продолжая занимать нижние пояса, поднимается также и в верхние. В зоне своего географического оптимума он распространяется по всему профилю или по его большей части, становясь высотным убиквистом с примерно равными степенями обилия на большей части высотных ступеней. С выходом из зоны географического оптимума к югу вид перемещается в высшие пояса, его высотная амплитуда суживается и он исчезает из растительного покрова. Соответственно этому при сопоставлении графиков, отражающих изменения высотного распределения разных групп видов, широтное сечение ареала принимает очертание резко скошенного параллелограмма, у которого в северном полушарии восходящий угол обращен к югу, нисходящий к северу. Рассмотрение ареала таких видов, как например *Paeonia anomala* L., на всем его протяжении показывает, что восходящее расположение по направлению к экватору имеет не только южный угол, но и вся фигура широтного сечения ареала в целом. В южном полушарии форма сечения в общем должна быть такой же, но зеркально отраженной. В зависимости от отношения вида к температурным инвер-

сиям, снегонакоплению и другим факторам конфигурация сечения может быть несколько различной. Так, *Athyrium alpestre* и многие бореальные виды на северном пределе распространения, как уже отмечалось, смещаются вверх по склону, в пояс под верхней чертой древесной растительности; смещение в этот пояс из высших поясов наблюдается и у некоторых видов, находящихся на южном пределе. В таких случаях упомянутые выше углы смещаются соответственно вниз и вверх по профилю и широтное сечение принимает иную форму (рис. 3). Видимо, возможны и совершенно иные конфигурации.

Изменение сечения трехмерной фигуры ареала с изменением д о л г о т ы нами детально не исследовалось. Может быть приведен один пример, хотя в нем происходило смещение не только по долготе, но в меньшей степени также по широте. Он относится к рододендрону золотистому *Rhododendron aureum* Georgi. В 1956 г. этот вид отмечался нами в центральной части ареала на пространстве от Станового хр. до г. Алдана в высотном интервале 900—1450 м. В 1968 г. мы зарегистрировали его на крайнем западно-северо-западном пределе ареала в горах Путорана (правобережье

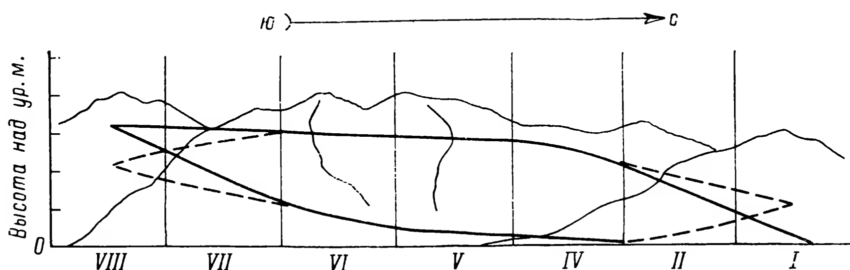


Рис. 3. Возможные широтные сечения трехмерных фигур ареалов.

I—VIII — группы видов с различной высотной амплитудой распространения (подробнее в тексте).

Енисея) в высотном интервале 600—700 м (единично от 400 до 750 м). Таким образом, и здесь налицо достаточно резкое сужение высотной амплитуды вида от центра к периферии ареала; при этом не только изменилась высотная амплитуда, но резко сместился по высоте и сам высотный интервал, занимаемый видом (относительно интервала, занимаемого им в центре ареала).

Знание характера изменений ареала как трехмерной фигуры позволит прогнозировать размещение вида в неисследованных горных районах, а следовательно правильно намечать направление и высотный диапазон маршрутных и других исследований, в том числе по выявлению запасов растительного сырья. Вблизи северного предела своего распространения в горах Каратау эфедра хвощевая *Ephedra equisetina* Bunge[1] имеет нижнюю границу почти на уровне равнины; на юге, в бассейне Зеравшана, эта граница поднимается местами до 2500—2800 м (Сосков, 1961; Губанов, 1962). Изучение химизма вида на разных высотах может дать практически важные сведения. Так, известно, что популяции эфедры, размещающиеся в сниженных горных хребтах (Каратау, Копетдаг), отличаются пониженной алкалоидностью, и сырье из них не всегда соответствует требованиям технической документации. Напротив, эфедра из более южных горных систем, где она растет на гораздо больших высотах, имеет более высокий процент суммы алкалоидов, обычно значительно превышающий эти требования.

Изучение ареала с предлагаемых позиций, как нам представляется, имеет и чисто теоретический интерес. Изложенные в данной статье положения кратко формулировались нами ранее (Куваев, 1952); однако они нуждаются в дальнейших обоснованиях фактическими данными. Это относится

[1] Эфедра, распространенная в горах Каратау, выделена М. Г. Пахомовой в особый дробный вид — *E. botschanzevii* Pachom.

прежде всего к изменению сечения трехмерной фигуры ареала с изменением долготы.

В заключение приношу признательность Т. А. Работнову и А. И. Толмачеву за просмотр рукописи и ценные указания.

Выводы

1. Накопление данных о высотном распространении видов позволяет перейти к представлению о нем как о трехмерной фигуре.

2. В результате исследования высотного распределения видов растений на южном и северном пределах Приполярного Урала они подразделены на 8 групп по изменению их высотного распределении с перемещением по широте. Сопоставление данных о высотном распределении всех этих групп позволяет предположить наличие общей для всех рассмотренных видов закономерности: на северном пределе ареала популяции вида занимают наиболее укрытые сниженные местоположения или селятся в поясе ниже верхней границы древесной растительности; при продвижении к югу по горной системе они поднимаются также в верхние пояса; в зоне своего географического оптимума вид распространяется по всему профилю или большей его части: с выходом из этой зоны к югу популяции вида перемещаются в высшие пояса и затем вид исчезает из растительного покрова.

3. Предполагаемое наиболее обычное широтное сечение трехмерной фигуры ареала имеет очертания резко скошенного параллелограмма, у которого в северном полушарии восходящий угол обращен к югу, нисходящий — к северу. Другие виды на широтных пределах распространения перемещаются в пояс под верхней границей древесной растительности, и названные углы соответственно смещаются. Возможны и другие конфигурации широтного сечения ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В., Л. В. Кудряшов, В. С. Говорухин. (1957). География растений. — Бондаренко О. Н, А. И. Введенский и др. (1968). Определитель растений Средней Азии. Т. I, Ташкент. — Говорухин В. С. (1941). Хвойные деревья и кустарники Урала. Уч. зап. ест. фак. МОПИ, 2. — Говорухин В. С. (1967). Высотные границы видовых ареалов горных растений. Земледеление, 7. — Горчаковский П. Л. (1954). Лесная растительность подгольцового пояса Урала. В сб. тр. по лесн. хоз., 2. — Губанов И. А. (1962). Сырьевые ресурсы эфедры горной в Казахстане. Тез. Моск. конф. молод. ученых-биологов. — Долгушин Л. Д. (1940). Некоторые наблюдения над снеговым покровом в северной части Среднего Урала зимой 1939. Пробл. физ. геогр., 9. — Зимина Р. П. (1964). Закономерности вертикального распространения млекопитающих на примере Северного Тянь-Шаня. — Куваев В. Б. (1952). Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала. Автореф. канд. диссерт. — Определитель растений Средней Азии. (1968). 1. — Серебряков И. Г. (1945). Анализ высотного распределения растений горных ельников Заилийского Алатау. Бюлл. МОИП, отд. биол., 50, 5—6. — Серебряков И. Г. и В. Б. Куваев. (1952). Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. Тр. каф. бот., 19, 1. — Сосков Ю. Д. (1961). Верхний Зеравшан — новая сырьевая база эфедры горной — *Ephedra equisetina* Bunge. Мед. пром. СССР, 3. — Толмачев А. И. (1956). Вертикальное распределение растительности на Сахалине. Геогр. сб. ВГО, 8. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. — Флора Таджикской ССР. (1937—1968). 1 (1957), 2 (1963), 3 (1968), 5 (1937). — Cajander A. K. (1903). Die Alluvionen des unteren Lena-Thales. Acta Soc. Sci. Fenn. (Suomen Tiedeseura), 32, 1. — Cajander A. K. (1909). Die Alluvionen der Tornio- und Kemi-Thäler. Acta Soc. Sci. Fenn., 37, 5. — Gribbon P. V. F. (1968). Altitudinal zonation in east Greenland. Bot. Tidsscr., 63, 4. — Meusel H. (1943). Vergleichende Arealkude. — Troll C. (1941). Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. — Troll C. (1961). Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Naturwissensch., 48, 9. — Whittaker R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr., 26, 1. — Whittaker R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Revs. Cambr. Philos. Soc., 42, 2.

Научно-исследовательский институт биологии и биофизики при Томском государственном университете.

(Получено 1 XII 1970).

УДК 582 : 001.4 : 582.374[551.762+551.763 (571.56)

А. И. Киричкова

К СИСТЕМАТИКЕ *EQUISETITES* ИЗ ЮРСКИХ НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ

С 1 таблицей рисунков (*см. в конце номера*)

A. I. KIRTCHKOVA. TO THE TAXONOMY OF *EQUISETITES* FROM JURASSIC AND LOWER-CRETACEOUS DEPOSITS OF WESTERN YAKUTIA

Излагаются существующие принципы систематики ископаемых хвощовых из мезозойских отложений. Подчеркивается диагностическое значение типов строения листовых влагалищ и узловых диафрагм для дифференциации видов рода *Equisetites*. Дается ключ для определения видов рода *Equisetites* из юрских и раннемеловых отложений западной Якутии. Приводится описание четырех новых видов *Equisetites*.

Остатки хвощовых, главным образом в виде отпечатков стеблей разной степени сохранности, часто встречаются в континентальных угленосных отложениях юры и мела западной Якутии. Обычно исследователи юрских и раннемеловых флор видят в остатках членистых стеблей «хвощового» типа представителей формального рода *Equisetites* Sternb. Типовой вид этого рода, предложенного Штернбергом (Sternberg, 1833), *Equisetites munsteri* Sternb., происходит из кейпера ФРГ (Бамберг) и выделен по отпечаткам членистых ребристых стеблей. В 1908 г. Халле (Halle, 1908) при изучении изолированных микростробилов хвощей из рэтских отложений Швеции отмечал, что *Equisetostachys suecicus* (Nath.), впервые описанный Натгорстом еще как *Kaidacarpum suecicus* (Nathorst, 1878) из этих же отложений Швеции, по строению стробилов и морфологии спор очень напоминает таковые у современных представителей рода *Equisetum*. Кроме того, он отмечал, что остатки этих стробилов происходят из тех же отложений, что и стебли *Equisetites munsteri* Sternb., но вне органической связи с последними.

Харрис (Harris, 1931), обрабатывая рэтскую флору Гренландии, описал стебли хвощовых, находящихся в органической связи со стробилами, и отнес их к *Equisetites munsteri*. Он указывал, что стебли этого вида по строению эпидермы и по общей морфологии неотличимы от стеблей современных представителей рода *Equisetum*, а строение стробилов их повторяет строение стробилов и спор упомянутого выше *Equisetostashys suecicus*. Однако Харрис не посчитал возможным принять род *Equisetum* для ископаемых хвощовых из-за того, что споры у *Equisetites munsteri* несколько отличаются от спор современных *Equisetum* наличием трех тетрадных рубцов. Но более поздние исследования ряда авторов (Daugherty, 1941; Wilson, 1943; Potonie, 1956; Andrews, 1961) показали, что наличие рубцов не обязательно связано с тетрадным расположением спор, а их появление может быть вызвано степенью фоссилизации или их деформацией в процессе обработки при приготовлении препаратов. Кроме того, другими исследователями было показано, что трехлучевая щель у спор *Equisetum* развивается в ненормальных тетрадах, и этот признак не может рассматриваться как отличительный для особого рода (Erdtman, 1957; Gould, 1968). Все это послужило основанием Харрису (Harris, 1961), а вслед за ним и Г. В. Делле (1967) рассматривать все остатки ископаемых хвощовых в составе современного рода *Equisetum*. Однако решение вопроса таким образом, видимо, не всегда может быть обосновано, особенно для остатков стеблей без фертильных частей. Доказать лишь по морфологии стебля, что вымершие хвощовые юры и мела принадлежали одному, причем современному роду *Equisetum*, просто невозможно. Остатки стерильных стеблей хвощовых более правильно относить к формальному роду *Equisetites* Sternb.

До недавнего времени внутриродовая систематика ископаемых остатков стеблей позднемезозойских *Equisetites* сводилась, фактически, к их фор-

мальной классификации, в основе которой лежали количественные признаки — различия в размерах стеблей, числе ребер на стебле и т. д. По этим признакам, в зависимости от сохранности материала, можно различать лишь «мелкие» виды (как например *E. tenuis*, Просвирякова, 1961 : 141, или *E. giganteus*, Буракова, 1960 : 149) либо объединять находки из разных мест и разновозрастных отложений в немногие полиморфные виды (*E. beanii* [Bunb.] Sew., Делле, 1964). В том и другом случае границы между видами носят условный характер.

На примере остатков хвощовых из среднеюрских отложений Иоркшира Харрис (Harris, 1961) показал, что помимо размеров стеблей для систематизации вымерших *Equisetites* большое значение имеют типы строения листовых влагалищ и узловых диафрагм. В этой связи нам представляются чрезвычайно удачными принципы систематики ископаемых хвощей, предложенные Конно (Kon'no, 1962) после обработки большой коллекции позднетриасовых и раннеюрских хвощовых Японии и п-ова Кореи. В качестве основных признаков при видовой дифференциации по остаткам стеблей вымерших *Equisetites* Конно рассматривает такие: толщина (ширина на отпечатках) основного стебля, количество листьев, объединенных в листовом влагалище, общая длина листьев и соотношение сросшейся и свободной частей листьев. Не менее важным признаком он считает ветвистость стебля. Различия по этим признакам позволили Конно установить 11 видов *Equisetites*.

Принципы видовой систематики, упомянутые в работах Харриса и особенно Конно, проверены нами при изучении остатков хвощей из мезозоя Якутии: они носят достаточно объективный характер и позволили выделить естественные, на наш взгляд, группы хвощей по остаткам стеблей, сохранивших листовые влагалища.

Во флоре поздней юры и раннего мела западной Якутии в настоящее время описано 2 вида хвощей: *Equisetites rugosus* Samyl. и *E. tschetschumensis* Vassilevsk.[1] *Equisetites asiaticus* Pryn., приводимый В. А. Самылиной (1963) для отложений поздней юры Алдана, по мнению Н. Д. Василевской (1958) относится к *E. tschetschumensis* Vassilevsk. Установленный в юре Иркутского бассейна *E. asiaticus* (Принада, 1962) в пределах западной Якутии нами обнаружен только в нижнеюрских отложениях верхнего течения р. Вилюй.

Изучение вновь собранного большого материала из верхнеюрских и нижнемеловых отложений западной Якутии позволило установить присутствие здесь четырех новых видов *Equisetites*, а для уже известных дать более полную морфологическую характеристику и уточнить их распространение.

Таким образом, в составе флор юры и раннего мела западной Якутии мы различаем 7 видов *Equisetites*: *E. asiaticus* Pryn., *E. acmophyllus* Kiritchk. sp. n., *E. dissimilis* Kiritchk. sp. n., *E. lindensis* Kiritchk. sp. n., *E. rugosus* Samyl., *E. tschetschumensis* Vassilevsk., *E. vilujensis* Kiritchk. sp. n.

Все указанные виды в основном представлены остатками неветвящихся стеблей и хорошо различаются по строению листового влагалища. Хотя количество листьев во влагалище колеблется в пределах 10—20, однако длина и форма несросшейся части листьев, степень прижатости их к стеблю, степень выраженности комиссуральных складок у разных видов различны. Все это наглядно иллюстрируется в приводимом ниже ключе для определения юрско-раннемеловых хвощей западной Якутии.

Для большинства видов хвощовых удалось подметить строгую стратиграфическую приуроченность. Так, в отложениях нижней юры, развитых в нижнем течении р. Вилюй и р. Линде, встречаются остатки стеблей

---

[1] В связи с возросшими требованиями к типизации каждого вида *E. burejensis* (Heer) Krysht., описанный Гером (Heer, 1876) и А. Н. Криштофовичем (1914) для раннемеловых флор Сибири, требует дополнительных исследований. Под этим видовым названием неоднократно описывались лишь остатки корневищных клубеньков. Вид сейчас представляется сборным и нами в настоящей работе не разбирается.

E. asiaticus, *E. lindensis*, *E. vilujensis*. В верхнеюрских отложениях, широко развитых на территории западной Якутии в районе рр. Чечумы, Амги, Алдана, Лямпески, Вилюя, Линде, Тюкяна, Мархи и вскрытых рядом скважин Вилюйского профиля, вместе с верхнеюрским комплексом растений широко распространены *E. tschetschumensis*, *E. acmophyllus* и *E. dissimilis*. В раннемеловое время разнообразие хвощовых резко падает. В отложениях этого времени часто встречаются лишь стебли *E. rugosus*.

Ниже нами приводится ключ для определения юрско-раннемеловых хвощей западной Якутии и краткие описания новых видов.

1. Ширина главного стебля не превышает 15 мм . . . 2.
— Ширина главного стебля больше 15 мм. . . . . . . 5.
2. Количество листьев в листовом влагалище не больше 15 . . . . . 3.
— Количество листьев в листовом влагалище 18—20; листовое влагалище цилиндрическое, комиссуральные швы выражены слабо, свободные концы игловидные, прижатые к стеблю . . . . *E. acmophyllus* Kiritchk. sp. n.
3. Длина свободных концов листьев в листовом влагалище не превышает 10 мм; стебли с четко выраженной точечной или мелкоморщинистой скульптурой . . . . 4.
— Длина свободных концов листьев до 15 мм; стебли гладкие, комиссуральные швы почти не выражены, свободные концы листьев резко отогнуты от стебля . . . . *E. lindensis* Kiritchk. sp. n.
4. Поверхность влагалища и стебля близ узла мелкоморщинистая, листовое влагалище прямое или бокаловидное, комиссуральные швы выражены слабо, свободные концы листьев не превышают 5 мм . . . . *E. dissimilis* Kiritchk. sp. n.
— Поверхность стебля и листового влагалища имеет точечную скульптуру, влагалище цилиндрическое, комиссуральные швы четкие, тонкие, глубокие, длина свободных концов листьев достигает 10 мм . . . . *E. rugosus* Samyl.
5. Количество листьев в листовом влагалище не более 20 . . . . . . 6.
— Количество листьев в листовом влагалище до 60, последнее цилиндрическое, длина сросшейся части равна 40 мм, свободные концы резко отогнуты от стебля . . . . *E. asiaticus* Pryn.
6. Листовое влагалище имеет узкие, четкие комиссуральные швы; свободные концы листьев постепенно сужаются к верхушке, резко отогнуты от стебля . . . . *E. tschetschumensis* Vassilevsk.
— Листовое влагалище имеет резко выраженные комиссуральные складки и швы; свободные концы листьев треугольно-вытянутой формы, с закраинами, слегка отогнуты от стебля. . . . . *E. vilujensis* Kiritchk. sp. n.

Пор. EQUISETALES

Род EQUISETITES Sternberg 1833

√ **Equisetites acmophyllus** Kiritchk. sp. n.

Табл. 1, *4—9*

Голотип — ВНИГРИ, № 27, западная Якутия, р. Линде, обн. 12 сл., 5, поздняя юра, табл. I, 7.[1]

Диагноз. Стебли мелкие, с гладкой поверхностью, неветвистые, шириной 5—15 мм; длина междоузлия 4—5 см. Листовое влагалище состоит из 18—20 листьев; общая длина их 6.5—13 мм, длина сросшейся части 2.5—5 мм, длина свободных концов листьев 4—8 мм. Комиссуральные швы почти не выражены, слабые и неглубокие. Свободные концы листьев прижаты к стеблю или слегка отстают от него, игловидные, резко суживаются к верхушке. Узловые перегородки овальные, 6 мм в диаметре, с небольшой порой в центре и периферическими порами, занимающими большую часть диска.

[1] *acmophyllus* — иглолистный.

Материал. Имеется 20 отпечатков небольших неветвистых побегов хвощового из отложений поздней юры, среднего течения р. Линде, обр. 3, 27, р. Тюкян, обр. 335, р. Леписке, обр. 669, 4200, р. Кочелкуан, обр. 3017, р. Амга, обр. 1046, р. Алдан, обр. 16, 25, 146, р. Марха, обр. 16, р. Сытога, обр. 616, р. Тенкиче, обр. 149.

Equisetites dissimilis Kiritchk. sp. n.

Табл. I, *13—19*

Голотип — ВНИГРИ, № 210, западная Якутия, р. Вилюй, обн. 1303, поздняя юра, табл. I, *13*, *14*.[1]

Диагноз. Стебли неветвистые, с гладкой поверхностью или слабо выраженными ребрами. Ширина стебля 3—10 мм, длина междоузлия более 10 мм. Листовые влагалища прямые или бокаловидные, чуть суженные книзу, состоят из 10—14 листьев, полная длина влагалища 9—11 мм, длина сросшейся части 4—6 мм, длина свободных листьев 5 мм. Комиссуральные швы почти не выражены. Свободные концы листьев тесно прижаты к стеблю, имеют треугольно-вытянутую форму, с оттянутой острой верхушкой. Влагалище и стебель имеют морщинистую скульптуру.

Материал. В коллекции имеется 15 отпечатков мелких побегов хвоща из верхнеюрских отложений р. Вилюй, обр. 210, р. Марха, обр. 634, Вилюйская опорная скважина 1-Р, глуб. 2149 м, обр. 23, Средне-Вилюйская площадь, скв. 2-ск, глуб. 860 м, обр. 19, глуб. 914.4—926 м, обр. 4660.

Equisetites lindensis Kiritchk. sp. n.

Табл. I, *10—12*

Голотип — ВНИГРИ, обр. 3051/4, Западная Якутия, р. Линде, обн. 9, ранняя юра, табл. I, *11*.[2]

Диагноз. Стебли неветвистые, мелкие, с гладкой поверхностью, 4—6 мм шириной. Листовое влагалище состоит из 13—14 листьев, общая длина его 17—19 мм, длина сросшейся части 3—4 мм, длина свободных концов листьев — 14—15 мм. Комиссуральные швы выражены очень слабо. Свободные концы листьев резко отогнуты от стебля, имеют 1 мм в ширину, постепенно суживаясь к острой верхушке.

Материал. Имеется пять отпечатков стеблей хвоща из отложений ранней юры р. Линде, обр. 3051.

Equisetites vilujensis Kiritchk. sp. n.

Табл. I, *1—3*

Голотип — ВНИГРИ, № 133, западная Якутия, р. Вилюй, обн. 1685, ранняя юра, табл. I, *1*.[3]

Диагноз. Стебли небольших размеров (?), до 15 мм в ширину. Листовое влагалище состоит из 18 листьев, полная его длина 16—21 мм, длина сросшейся части 7—10 мм, длина свободных концов листьев 9—11 мм. Хорошо выражены комиссуральные складки, шириной до 1.5 мм, переходящие в тонкие, четкие швы в нижней части влагалища. Свободные концы листьев треугольно-вытянутой формы, шириной в нижней части в 2.5—3 мм, слегка отогнуты от стебля по бокам с четкими закраинами. Узловые перегородки овальные, выпуклые, 10 мм в диаметре, с 18—20 периферическими порами и порой в центре.

---

[1] *dissimilis* — несходный, своеобразный.
[2] *lindensis* (р. Линде, левый приток р. Лены).
[3] *vilujensis* (р. Вилюй).

Материал. В коллекции имеется 4 отпечатка развернутых листовых влагалищ и перегородок хвощового, происходящие из нижнеюрских отложений верхнего течения р. Вилюй, обр. 133, 143.

ЛИТЕРАТУРА

Буракова А. Т. (1960). Новые виды *Equisetales* из средней юры Западной Туркмении. Палеонт. ж., 2. — Василевская Н. Д. (1958). Хвощи и папоротники из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). В сб. статей по палеонт. и стратигр., тр. НИИГА, 12. — Делле Г. В. (1964). О критическом пересмотре некоторых видов юрских хвощей. Бот. ж., 49, 5. — Делле Г. В. (1967). Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, 6. — Криштофович А. Н. (1914). Юрские растения с р. Тырмы, Амурской области. Тр. Геол. муз. Акад. наук, VIII, 2. — Принада В. Д. (1962). Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. — Просвирякова З. П. (1961). Палеоботаническая характеристика угленосных отложений Южной Якутии. Тр. Лабор. геол. угля, 11. — Самылина В. А. (1956). Мезозойская флора нижнего течения р. Алдана. Автореф. канд. диссерт. — Самылина В. А. (1963). Мезозойская флора нижнего течения Алдана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, 4. — Andrews N. N. (1961). Studies in palaeobotany. — Daugherty L. H. (1941). The upper triassic flora of Arizona. Publ. Carneg. Inst., 526. — Erdtman G. (1957). Pollen and spore morphology plants taxonomy — *Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta* (Illustrations). — Gould R. E. (1968). Morphology of *Equisetum laterale* Phillips, 1829, and *E. bryanii* sp. n. from the mesozoic of south-eastern Queensland. Austral. J. Bot., 16, 1. — Halle T. G. (1908). Zur Kenntnis der mesozoischen *Equisetales* Swedens. Kungl. svenska Vetensk. Akad. Handl., 43 (1). — Harris T. M. (1931). The Fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. I. Cryptogam. Medd. Grönland, 85 (a). — Harris T. M. (1961). The Yorkshire jurassic flora. I. *Thallophyta — Pteridophyta* British museum (Nat. Hist.). — Heer O. (1876). Beiträge zur jura flora Ostsibiriens. Mem. Akad. Sci., VII ser., XXII, 33. — Kon'no E. (1962). Some species of *Neocalamites* and *Equisetites* in Japan and Korea. Sci. Rep. Tohoku Univ., Sendai, Japan, ser. 2 (geol.), spec. vol., 5. — Nathorst A. G. (1878). Om floran i Skanes kolförande bildningar. I. Floran vid Bjuf. Sver. geol. Unders., 1. — Potonie R. (1956). Synopsis der Gattung der sporae dispersae. I. Storites Beih. geol. Jb. 23. — Sternberg G. (1833). Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. 2, T. 5, 6. — Wilson L. R. (1943). Elater-bearing spores from the Pennsylvanian strata of Jowa. Am. Midl. Nat., 30.

Всесоюзный нефтяной
научно-исследовательский
геологоразведочный институт,
Ленинград.

(Получено 20 III 1971).

УДК 576.312.37 : 582 : 001.4 : 582.948.2 (479)

Ц. Н. Гвиниашвили

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО КАРИОЛОГИИ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *SYMPHYTUM* L. В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ

С 1 рисунком

TS. N. GVINIASHVILI. SOME DATA ON THE KARYOLOGY OF CAUCASIC SPECIES OF *SYMPHYTUM* L. WITH RESPECT TO THEIR TAXONOMY

Для уточнения некоторых вопросов систематики кавказских видов рода *Symphytum* L. проведено кариологическое исследование. Определены числа хромосом у шести кавказских видов рода. Для видов *S. ibericum* Stev., *S. grandiflorum* DC. и *S. ciscaucasicum* Gviniasch. числа хромосом установлены впервые. Для исследования использован материал, собранный автором в природе.

Сведены данные, имеющиеся в литературе, по числам хромосом в роде *Symphytum*. Приведена таблица с числами хромосом для 18 видов рода.

Кариологический метод исследования наряду с другими методами успешно применяется для оценки таксономического значения отдельных форм и установления родственных взаимоотношений между видами.

Несмотря на довольно большой объем сем. *Boraginaceae*, включающего около 100 родов и более 2000 видов, и их широкое географическое распространение по всему земному шару, представители этого семейства кариологически изучены далеко не достаточно.

Род *Symphytum* L. является одним из наиболее трудных в этом отношении, так как в ядерных пластинках растений данного рода хромосомы расположены очень близко друг к другу, что затрудняет установление точного числа хромосом. Это обстоятельство является причиной несогласованности данных многих исследователей, в ряде случаев приводящих для видов *Symphytum* только приблизительные числа хромосом, а иногда для одного и того же вида устанавливающих разные хромосомные числа. Отметим, что материалом для исследования кавказских видов обычно служили растения, выращенные из семян в различных ботанических садах.

Проведенное нами кариологическое исследование кавказских представителей рода *Symphytum* имело целью уточнить некоторые вопросы систематики изученных видов.

Растения собирались нами в районах их естественного произрастания, а именно: *S. ibericum* Stev. — Абхазия: Маджарка, на левом берегу р. Маджарки (24 IV 1964), № 8-1; Цебельда, в лесу, 400—500 м над ур. м. (27 IV 1964), № 17-3. *S. grandiflorum* DC. — Восточная Грузия: хр. Сагурамо, Зедазени, разреженный буково-грабовый лес, 1150 м над ур. м. (25 V 1965), № 50-9; Картлийский хребет, Тианети, Сабадурский перевал, в лесу (30 V 1967), № 52-7; Боржоми, на правом берегу р. Боржомки (27 V 1965), № 59-3. *S. ciscaucasicum* Gviniasch.—Краснодарский край: бассейн р. Мзымты, у подножья г. Ачишхо, в буково-грабовом лесу, 1800 м над ур. м. (14 VI 1967), № 70-21. *S. caucasicum* Bieb.—окр. Тбилисского главного ботанического сада (7 X 1967), № 45-1. *S. asperum* Lepech. — Мтиулетия, Казбеги, на правом берегу р. Терек (26 V 1967), № 67-3. *S. peregrinum* Ledeb. — Азербайджан: Ленкорань, сел. Алексеевка (13 V 1966), № 23-1, № 26-2. Все указанные гербарные образцы хранятся в Гербарии Института ботаники АН Груз. ССР.

Корешки фиксировались по методу Карнуа (3 : 1). Для постоянных препаратов делались срезы толщиной 14—16 мк и окрашивались реактивом Шиффа, по Фельгену. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении 90×15 (микроскоп МБИ-1).

Имеющиеся в литературе данные о числах хромосом у видов *Symphytum*, а также результаты проведенного нами исследования сведены в прилагаемой ниже таблице.

Из приведенных в таблице нами исследованы 6 видов; при этом числа хромосом для видов *S. ibericum*, *S. grandiflorum* и *S. ciscaucasicum* установлены впервые.

Наблюдения в природе, а также изучение многочисленного гербарного и живого материала по кавказским видам *Symphytum* показали, что некоторые формы, видовая самостоятельность которых ставилась под сомнение, отличаются друг от друга хорошо выраженными морфологическими признаками и достаточно четко разграниченными ареалами. Поэтому мы считаем возможным, вслед за описавшими их авторами, рассматривать эти формы как самостоятельные виды.

Полученные нами кариологические данные дают дополнительный материал для обоснования этого заключения.

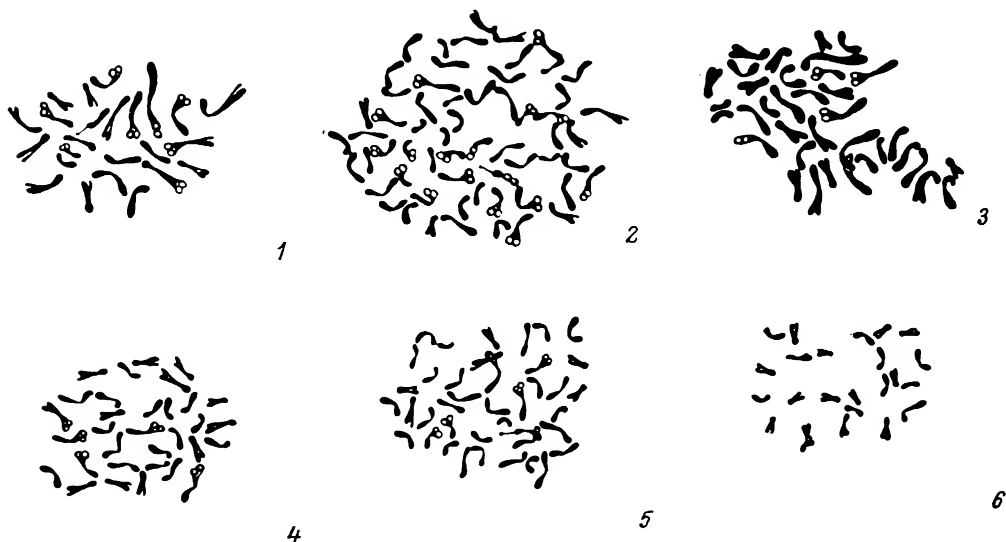
Вид *S. ibericum* (секция *Lingulata* Pawl.) обычно относили к синонимам *S. grandiflorum*. Выяснилось, что эти два вида отличаются друг от друга комплексом морфологических признаков и занимают обособленные ареалы — *S. ibericum* распространен в западном Закавказье и северо-восточной Анатолии, а *S. grandiflorum* занимает локальный ареал в Восточном Закавказье. Мы рассматриваем эти две викарные формы в качестве самостоятельных видов. Морфолого-географическое обособление этих двух таксонов сопровождается и кариологической дифференциацией. Как выяснилось в результате нашего исследования, эти виды характеризуются различными числами хромосом: у *S. ibericum* 2n=24, а у *S. gran-*

diflorum 2n=60 (см. таблицу и рисунок), что служит также подтверждением их видовой самостоятельности (Гвиниашвили, 1969).

Из родства *S. ibericum* комплексом отличительных морфологических признаков характеризуется выделенный нами в качестве самостоятельного таксона вид *S. ciscaucasicum* Gviniasch., произрастающий в северо-западной части Кавказа — в бассейне р. Белой и на южном склоне Большого Кавказа, в бассейне р. Мзымты. От остальных близкородственных видов он отличается и числом хромосом (по нашим данным 2n=36).

Из секции *Coerulea* Buckn. мы определили хромосомные числа для трех видов: *S. asperum*, *S. peregrinum* и *S. caucasicum*.

Полученные нами результаты несколько расходятся с данными, имеющимися в литературе. Возможно, что расхождения обусловлены очень тесным расположением хромосом, затрудняющим их точный подсчет



Соматические наборы хромосом.

1 — Symphytum ibericum (2n=24); *2 — S. grandiflorum* (2n=60); *3 — S. ciscaucasicum* (2n=36); *4 — S. asperum* (2n=32); *5 — S. peregrinum* (2n=40); *6 — S. caucasicum* (2n=24).

(что отмечалось выше), а также неточным определением растений (у которых производились подсчеты), выращенных из семян в различных ботанических садах.

Широко распространенный по всему Кавказу *S. asperum*, ареал которого охватывает также северо-восточную Анатолию и северный Иран, произрастающий в основном в верхнем горном и субальпийском поясах, по нашим данным имеет 2n=32.

Видовая самостоятельность *S. peregrinum* некоторыми авторами (Boissier, 1879 г.; Попов, 1953 г.; Rasmussen, 1965 г.) ставилась под сомнение. Как уже было нами отмечено (Гвиниашвили, 1967), исследование показало, что *S. peregrinum* хорошо отличается от близкого вида *S. asperum* комплексом хотя и мелких, но достаточно константных признаков (менее жесткое опушение всего растения; более узкие листья; более узкий розовый венчик; значительно более длинные сводики, иная форма и детали строения орешков). Кроме того, этот вид приурочен к Талышу; возможно, встречается и в прилегающих районах Северного Ирана; в отличие от *S. asperum* он произрастает в нижнем и среднем горных поясах. У *S. peregrinum*, по нашим данным 2n=40. Совокупность отмеченных особенностей дает нам основание признать его в качестве самостоятельного вида.

В секции *Coerulea* по морфологическим признакам несколько обособленное положение занимает эндемичный кавказский вид *S. caucasicum*, выделенный нами в особый ряд *Caucasica*. Исследование ряда препаратов позволило нам с достоверностью установить, что у этого вида 2n=24.

Числа хромосом у представителей рода *Symphytum* L.

Секция, ряд, вид	Число хромосом 2n	Автор, год	Происхождение материала	Распространение
Секц. *Symphytum*				
S. officinale L.	24, 40, 48	Gadella, Kliphuis, 1967	Netherlands	Европа, Зап. Сибирь, Крым. Сев. Кавказ
»	26, 40, 48	Gadella, Kliphuis, 1963, 1967	Netherlands	
»	Около 36	Strey, 1931; Tischler, 1934	Cult. mat.	
»	36	Suzuka, 1950; Suzuka, Koriba, 1951		
»	Около 40	Löve A., Löve D., 1956	Iceland	
»	42	Datta, 1933	Cult. mat.	
»	48	Tarnavachi, 1948	Roumania	
Секц. *Coerulea* Buckn.				
Ряд *Aspera* Gviniasch.				
S. asperum Lepech.	32	Grau, 1968	Ordschonikidze, Kaukasus (Wildmaterial, Bot. Garten Halle)	Кавказ, Турция (сев-вост. Анатолия, Сев. Иран)
»	32	Гвиниашвили, 1972	Герб. Ц. Г. № 67-3	
»	Около 36	Strey, 1931	Cult. mat.	
»	40	Britton, 1951	Coimbra, Portugal—cult. mat.	
S. peregrinum Ledeb.	36	Maude, 1939		
»	40	Гвиниашвили, 1972	Герб. Ц. Г. № 23-1; № 26-2	Талыш
S. uplandicum Neum.	36	Strey, 1931; Vaarama (L., L.), 1948	Cult. mat.	Сев. и Ср. Европа
Ряд *Caucasica* Gviniasch.				
S. caucasicum Bieb.	24	Гвиниашвили, 1972	Герб. Ц. Г. № 45-1	Кавказ
»	36	Strey, 1931		

Секция, ряд, вид	Число хромосом	Автор, год	Происхождение материала	Распространение
Секц. *Albida* Buckn.				
S. anatolicum Boiss.	30	Runemark, 1967		Турция (Зап. Анатолия), Восточные Эгейские острова
Секц. *Procopiana* (Gusul.) Wickens				
S. circinale Runem.	28	То же		Восточные Эгейские острова
S. creticum (Willd.) Runem. . .	28	»		Крит
Секц. *Tuberosa* Buckn. emend Pawl.				
Ряд *Tuberifera* Pawl.				
S. tuberosum L.	18	Tarnavschi, 1948		Ср. Европа
»	72	Strey, 1931		
»	72	Tischler, 1934		
»	144	Grau, 1968	Italien, Prov. Firenze, Vallombrosa	
S. tuberosum L. ssp. *nodosum* (Schur.) Soc. . . .	96	То же	Bayern, Gauting bei München	Ср. и Южн. Европа
	96	»	Jugoslawien, Slowenien, Cavn	
	100	»	Bayern, Welchenberg a. d. Donau	
Ряд *Cordata* (Buckn. p. p.) Pawl.				
S. cordatum Waldst. et Kit.	13	Tarnavschi, 1948		Европа (Карпаты, Балканы)

Продолжение

Секция, ряд, вид	Число хромосом	Автор, год	Происхождение материала	Распространение
Секц. *Lingulata* Pawl.				
Ряд *Iberica* Pawl.				
S. ibericum Stev.	24	Гвиниашвили, 1969	Герб. Ц. Г., № 8-1; № 17-3	Западное Закавказье, Турция (Анатолия, Лазистан)
S. ciscaucasicum Gviniasch.	36	Гвиниашвили, 1972	Герб. Ц. Г., № 70-21	Северо-Западный Кавказ
S. grandiflorum DC.	60	Гвиниашвили, 1969	Герб. Ц. Г., № 50-9; № 52-7; № 59-3	Восточное Закавказье (Вост. Грузия)
Ряд *Taurica* Pawl.				
S. tauricum Willd.	18	Tarnavschi, 1948; Britton, 1951	Hoetus Botanicus, Amsterdam, Holland	Европ. часть СССР (юг Украины), Крым, Кавказ (р-н Новороссийска), Болгария (р-н Варны), Румыния (обл. Констанца, Галац), Турция (Анатолия — близ Синона)
Ряд *Orientalis* (Buckn. pro sect., p. p.) Pawl.				
S. orientalis L.	62, 63	Tarnavschi, 1948		Малая Азия, Сев-Зап. и Зап. Турция
Секц. *Bulbosum* Kusn.				
Ряд *Bulbosa* Pawl.				
S. bulbosum Schimp.	72?	Strey, 1931		Ср. Европа
»	82	Tarnavschi, 1948		
Ряд *Ottomanica* Pawl.				
S. ottomanum Friv.	18	»		Европа (Балканы, включая Грецию), Европейск. часть Турции

ЛИТЕРАТУРА

Гвиниашвили Ц. Н. (1967). Критический обзор некоторых кавказских видов рода *Symphytum* L. из секции *Coerulea* Buckn. Матер. IV научн. конфер. молод. научн. работн. Тбилисск. бот. инст. (сокр. тексты докл.). — Гвиниашвили Ц. Н. (1969). Заметка о некоторых кавказских видах рода *Symphytum* L. (секция *Lingulata* Pawl.). Заметки по сист. и геогр. Тбилисск. бот. инст., 27. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Britton D. M. (1951). Cytogenetic studies on the *Boraginaceae*. Brittonia, 7, 4. — Darlington C. D. a. J. E. K. Ammal. (1945). Chromosome atlas of cultivated plants. — Darlington C. D. a. A. P. Wylie. (1955). Chromosome altas of flowering plants. — Gadella Th. W. J. a. E. Kliphuis. (1967). Cytotaxonomic studies in the genus *Symphytum*. I. *S. officinale* L. in the Netherlands. Proc. Koninkl. nederl. akad. wet., 70, 3. — Grau J. (1968). Cytologische Untersuchungen an Boraginaceen, I. Mitt. Bot. Staatssamml. München, 7. — Löve A. a. D. Löve. (1961). Chromosome numbers of central and northwest european plant species. Opera Bot., 5. — Maude P. F. (1939). A list of the chromosome numerals of species of british flowering plants. New phytologist, 38, 1. — Runemark H. (1967). Studies in the Aegean Flora. XI. Procopiania (*Boraginaceae*) included into *Symphytum*. Bot. Not., 120, 1. — Strey M. (1931). Karyologische Studien an Boraginoideae. Planta, 14. — Tarnavaschi T. (1948). Die Chromosomenzahlen der Anthophyten-Flora von Rümanien mit einem Ausblick auf das polyploidie-problem. Bull. Jard. Mus. Bot. Univ. Cluj, 28, 1.

Институт ботаники
Академии наук Груз. ССР,
Тбилиси.

(Получено 12 I 1972).

УДК 576.312.37:582.657.2 (575)

М. У. Аллаяров

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ *RHEUM* L.

С 2 рисунками

M. U. ALLAYAROV. KARYOLOGICAL STUDY OF MIDDLE-ASIATIC SPECIES OF *RHEUM* L.

В статье приведены результаты кариологического изучения 12 видов рода *Rheum* L., произрастающих в Средней Азии. Впервые приводятся числа хромосом для 4 видов: *Rheum lucidum* Losinsk., *Rh. darvasicum* Titov ex Losinsk., *Rh. macrocarpum* Losinsk., *Rh. hissaricum* Losinsk. Для 4 видов: *Rh. altaicum* Losinsk., *Rh. wittrockii* Lundstr., *Rh. tataricum* L. f., *Rh. turkestanicum* Janisch. подтверждены ранее опубликованные данные о числах хромосом. Установлена новая диплоидная форма (2n=22) для *Rh. nanum* Sievers и *Rh. cordatum* Losinsk., а также тетраплоидная форма (2n=44) для *Rh. maximowiczii* Losinsk.

Для рода *Rheum* L. впервые приводится гексаплоидное число хромосом 2n=66, обнаруженное у *Rh. wittrockii* Lundstr.

Впервые кариологический метод при таксономическом изучении семейства гречишных (*Polygonaceae*) применил Ярецкий (Jaretzky, 1927, 1928). В основу предложенной системы он положил число хромосом и содержание оксиметилантрихинона в клетках вегетативных органов.

Ярецким установлено, что у рода *Rheum* L. основное хромосомное число равно 11. Это же число он считает исходным, основным для всего семейства, а род *Rheum*, по его мнению, является первоначальным типом (Urtyp) семейства. Меньшее основное число хромосом, наблюдающееся у некоторых родов гречишных, как полагает Ярецкий, возникло в результате редукции.

Ярецкий (Jaretzky, 1928) впервые приводит числа хромосом для 7 видов ревеней. Он установил, что у *Rheum officinale* Baill., *Rh. palmatum* L., *Rh. emodi* Wall. и *Rh. spiciforme* Royle 2n=22, у *Rh. crassinervium* Fisch., *Rh. rhaponticum* L. и *Rh. undulatum* L. 2n=44.

Годом позже Эдман (Edman, 1929) в работе, посвященной изучению рода *Oxyria* Hill, привел данные о числах хромосом для 8 видов ревеней: у *Rh. collinianum* Baill. 2n=22, а у 5 видов (*Rh. franzenbahii* Munter, *Rh. ribes* L., *Rh. sanguineum* Hort., *Rh. webbianum* Royle, *Rh. wittrockii* Lundstr.) 2n=44. Кроме того, Эдман подтвердил данные Ярецкого о том, что у *Rh. officinale* 2n=22, а у *Rh. rhaponticum* 2n=44.

Следующая работа, посвященная цитологическому изучению ревеней, была опубликована в 1947 г. Чином и Янгкеном (Chin, Youngken, 1947). В ней имеются данные о числах хромосом для 10 видов. Авторы впервые указывают соматические числа хромосом *Rh. tataricum* L. f., *Rh. australe* D. Don, *Rh. compactum* L. и *Rh. altacium* Losinsk. У всех их 2n=44. Кроме того, они подтвердили данные Ярецкого для *Rh. emodi* и *Rh. palmatum* (2n=22). У *Rh. undulatum* ими установлено 2n=22 и 44, тогда как, по Ярецкому, 2n=44. У *Rh. franzenbahii* Чин и Янгкен нашли, что 2n=22, а, по Эдману, соматическое число хромосом этого вида равно 44. Они установили у *Rh. webbianum* и *Rh. rhaponticum* 2n=44 (как и по данным Эдмана).

Изучая морфологическое строение хромосом диплоидных видов *Rh. palmatum* и *Rh. franzenbahii*, Чин и Янгкен отметили, что для них характерна одна пара спутничных хромосом, тогда как у диплоидных видов *Rh. emodi* и *Rh. undulatum* имеют 2 пары спутничных хромосом. У тетраплоидной формы *Rh. undulatum* они обнаружили 3 пары спутничных хромосом. На этом основании авторы предполагают, что тетраплоидная форма *Rh. undulatum* является амфидиплоидом.

В работе Шратца и Шнелле (Schratz u. Schnelle, 1964) впервые приводятся числа хромосом для 2 видов — *Rh. nanum* Sievers (2n=44) и *Rh. kialense* Franch. (2n=22), а кроме того, ими подтверждены ранее опубликованные данные для *Rh. officinale*, *Rh. palmatum*, *Rh. wittrockii* и *Rh. ribes*. Шратц и Шнелле подтвердили данные Чина и Янгкена для *Rh. franzenbahii*. У *Rh. altaicum* они обнаружили новое число — 2n=22 (по Чину и Янгкену 2n=44). Годом позже Шратц, Шнелле и Витт (Schratz и др., 1965) впервые привели для *Rh. cordatum* Losinsk. s. l. 2n=44. Но они высказали сомнение в точности определения вида (Schratz, Schnelle, 1964).

В работах Е. А. Меньшиковой (1964а, б) кариологически изучено 13 видов ревеней. Для 2 видов, *Rh. maximowiczii* Losinsk. (2n=22) и *Rh. turkestanicum* Janisch. (2n=44), числа хромосом приводятся впервые. Кроме того, Меньшикова подтвердила ранее опубликованные данные о том, что *Rh. rhaponticum*, *Rh. compactum* и *Rh. ribes* — тетраплоиды, *Rh. officinale* — диплоид, а также наличие у *Rh. emodi* диплоидной (2n=22) и тетраплоидной (2n=44) форм. У *Rh. palmatum* помимо ранее известной диплоидной формы ею обнаружена и тетраплоидная, а у *Rh. tataricum* подтверждено наличие тетраплоидной и найдена диплоидная форма. Меньшикова нашла диплоидную форму у *Rh. wittrockii* и подтвердила существование диплоидной формы у *Rh. altaicum*.

П. Г. Жукова (1967) опубликовала сведения о числах хромосом для 6 видов ревеней, культивируемых в Полярно-альпийском ботаническом саду (Кольский полуостров). Ею впервые приводится число хромосом для *Rh. alexandrae* Batal., семена которого были получены из Хельсинки, и для *Rh. crispum* Hort. (происхождение последнего неизвестно). Оба вида оказались тетраплоидами (2n=44). Она установила 2n=44 для *Rh. officinale*, подтвердила наличие тетраплоидной формы у *Rh. palmatum* и *Rh. altaicum*, а также данные о соматическом числе хромосом у *Rh. collinianum*.

Приведенные литературные данные по числам хромосом ревеней далеко не исчерпывают видового разнообразия этого рода. Особенно слабо изучены среднеазиатские виды, имеющие большое народнохозяйственное значение. Поэтому нами было проведено их кариологическое исследование.

Материал и методика

Для кариологического изучения видов *Rheum* использовались проростки. Семена для проращивания были получены из различных географических пунктов и собраны нами во время экспедиционных поездок (см. таблицу). Исследования хромосом проводились на метафазных пластинках меристематических клеток кончиков корней проростков, выращенных в чашке Петри при комнатной температуре.

Всхожесть семян у ревеней очень низкая. Для ее повышения намоченные семена выдерживали при температуре 5—10° в течение 3—4 недель, а затем проращивали в чашках Петри. Кончики корней после 4 часов обработки в 0.005% растворе колхицина фиксировались по Карнуа (6 : 3 : 1). Затем их промывали, проводили холодный гидролиз в 50% HCl в течение 20 минут при комнатной температуре, после чего корни окрашивали в реактиве Шиффа (Battaglia, 1957). Так как хромосомы ревеней плохо окрашиваются в реактиве Шиффа по Фельгену, для усиления окраски была использована методика Ц. Р. Тонян (1968) со следующими изменениями; после окрашивания реактивом Шиффа материал промывался 4 раза по 1—2 часа в воде при температуре 40°; затем корни мацерировали 30—45 минут в 45% уксусной кислоте и на 10—15 минут погружали в 40% формалин, промывали в 45% уксусной кислоте и раздавливали под покровным стеклом в капле этой же кислоты. Из временных препаратов приготовляли постоянные. Формалин резко усиливает окраску хромосом. Этот метод можно применять при кариологическом изучении видов рода *Rheum*, а возможно, и других представителей семейства гречишных.

Результаты и обсуждение

Результаты наших определений чисел хромосом и литературные данные для ревеней Средней Азии приведены в таблице. У изученных ревеней диплоидные числа хромосом равны 22, 44 и 66 (88). Таким образом, справедливым является вывод Ярецкого (1927), что основное число хромосом для рода *Rheum* равно 11.

Для 6 видов характерны формы с разной степенью плоидности. Больше всего их найдено у *Rh. wittrockii* Lundstr. Впервые его цитологическое исследование провел Эдман (1929), который определил, что 2n=44. Позднее эта цифра была подтверждена Шратцом и Шнеллем (1964) и Меньшиковой (1964а, б). Вместе с тем Меньшикова установила новое число (2n=22) для этого вида. Нами исследованы проростки, полученные из семян, собранных в ур. Акташ и Капка, в Ферганском хребте и на научно-опытной станции Ботанического института АН СССР (Ленинградская область, Карельский перешеек). Растения с Ферганского хребта имели 2n=66, а у одного растения 2n=88. На научно-опытной станции Ботанического института растения этого вида были выращены из семян, полученных из Института ботаники АН Казахской ССР; у него 2n=44. Таким образом, у *Rh. wittrockii* существует несколько кариологических форм: диплоидная 2n=22, тетраплоидная 2n=44, гексаплоидная 2n=66 и, возможно, октоплоидная 2n=88. У тетраплоидных форм размеры хромосом колеблются от 2 до 3 мк, у гексаплоидных — от 1.5 до 2.5 мк (рис. 1, *а*, *б*).

К сожалению, в литературных источниках не указано происхождение исследованных растений, поэтому трудно сделать какой-либо вывод о географической приуроченности кариологических форм.

Литературные данные и наши исследования показывают, что у 4 видов ревеней — *Rh. altaicum* Losinsk., *Rh. tataricum* L. f., *Rh. nanum* Sievers и *Rh. cordatum* Losinsk. — обнаружены диплоидная (2n=22) и тетраплоидная (2n=44) формы. У *Rh. altaicum* установлено 2 соматических числа хромосом — 2n=22 (Schratz, Schnelle, 1964; Меньшикова, 1964а, б) и 2n=44 (Chin, Youngken, 1947). Наше определение подтвердило данные Чина и Янгкена, которые исходный семенной материал получили, как и мы, из интродукционного питомника Ботанического института АН СССР.

Числа хромосом среднеазиатских видов *Rheum* L.

Вид	Литературные данные		Наши данные	
	2n	источник	2n	откуда получены семена
Rheum altaicum Losinsk.	22	Меньшикова (1964 а, б); Schratz, Schnelle (1964)		
То же	44	Chin, Youngken (1947)	44	Ботанический институт АН СССР, интродукционный питомник, Ленинград
Rh. wittrockii Lundstr. .	22	Меньшикова (1964б)	44	Опытно-экспериментальная станция Ботанического института АН СССР, Карельский перешеек
То же	44	Edman (1929); Schratz, Schnelle (1964); Меньшикова (1964а)	66 (88)	Ферганский хребет, урочища Капка и Акташ, с. Кара-Алма
Rh. tataricum L. f. . .	22, 44	Меньшикова(1964а,б);	22	Прибалхашье
То же	44	Chin, Youngken, (1947)		
Rh. turkestanicum Janisch.	44	Меньшикова (1964а,б)	44	Аяк-Гужумды, Кызылкумская пустынная станция Института ботаники АН Узбекской ССР
Rh. lucidum Losinsk.	—	—	22	Бадахшан, р. Бартанг, кишлак Рид, 2 VIII 1964, № 16652, С. С. Иконников
Rh. darvasicum Titov ex Losinsk.	—	—	22	Рушанский хребет, ур. Раумид-Дара, 23 VII 1962, № 1668, М. Г. Попов, О. Г. Степаненко, С. Стоцкий
Rh. spiciforme Royle	22	Jaretzky (1928); Edman (1929);	—	—
Rh. nanum Sievers	44	Schratz, Schnelle (1964).	22	МНР, Баянхонгорский аймак, северо-восточный берег оз. Арок-Нур
Rh. maximowiczii Losinsk.	22	Меньшикова (1964б)	44	Ботанический институт АН СССР, интродукционный питомник, Ленинград
Rh. cordatum Losinsk.	44	Schratz, Schnelle, Witt (1965)	22	Ботанический сад АН Казахской ССР, Алма-Ата
Rh. macrocarpum Losinsk. .	—	—	22	Ферганский хребет, ур. Кара-Писта, с. Кочкор-Ата
Rh. hissaricum Losinsk.	—	—	22	Заравшанский хребет, кишлак Могион, 18 VIII 1964, № 91858, Е. И. Филатов

Шратц и Шнелле получили семена из Берлина (Далем), а Меньшикова не указывает (так же, как и для всех других исследованных ею видов), из какого района был взят материал.

Для *Rh. nanum* установлено 2n=44 (Schratz, Schnelle, 1964). Они исследовали одно растение. Авторы отмечают, что у этого единственного экземпляра не наступила генеративная фаза развития, но по строению вегетативных органов она идентична *Rh. nanum*. Нами для этого вида установлено 2n=22. Исследованный материал получен из Монгольской Народной Республики.

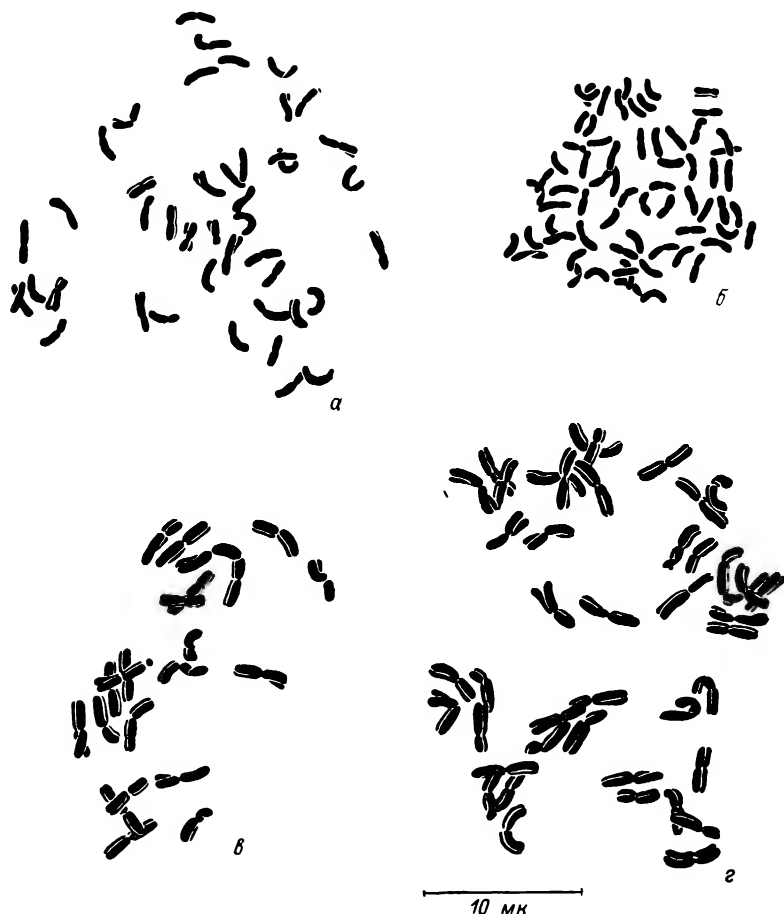


Рис. 1. Метафазные пластинки среднеазиатских видов *Rheum* L.

а — *Rh. wittrockii* Lundstr., 2n=44; *б* — *Rh. wittrockii* Lundstr., 2n=66.; *в* — *Rh. tataricum* L. f., 2n=22; *г* — *Rh. turkestanicum* Janisch., 2n=44.

Для *Rh. maximowiczii* Losinsk. Меньшикова (1964б) приводит число хромосом 2n=22. Мы установили у этого вида 2n=44. Исследованный материал получен из интродукционного питомника Ботанического института АН СССР (Ленинград). Возможно, что ревени низкий и Максимовича, как и ревень алтайский, имеют 2 кариологические формы — диплоидную и тетраплоидную.

Изучение морфологии хромосом ревеней алтайского, низкого и Максимовича нами не проводилось.

У *Rh. cordatum* Losinsk. 2n=44 (Schratz и др., 1965). Нами исследовались семена этого вида, собранного с растений на хр. Каратау; у него 2n=22. Как уже указывалось выше, Шратц и Шнелле (1964) получили семена из разных мест Средней Азии и не были уверены в правильности определения вида. Поэтому наличие тетраплоидной формы у него требует дальнейшего подтверждения.

У *Rh. tataricum* L. f. известны 2 кариологические формы — диплоидная (Меньшикова, 1964а, б) и тетраплоидная (Chin, Youngken, 1947; Меньшикова, 1964а, б). У исследованных нами растений этого вида, собранных в Прибалхашье, соматическое число хромосом равно 22. Все хромосомы метацентрические и субметацентрические (рис. 1, *в*). Обнаружена одна пара спутничных метацентрических хромосом с большим спутником на длинной нити. Размеры хромосом колеблются от 3.5 до 5 мк.

По данным Меньшиковой (1964а), морфологически диплоидную и тетраплоидную формы *Rh. tataricum* отличить трудно, но они четко различаются

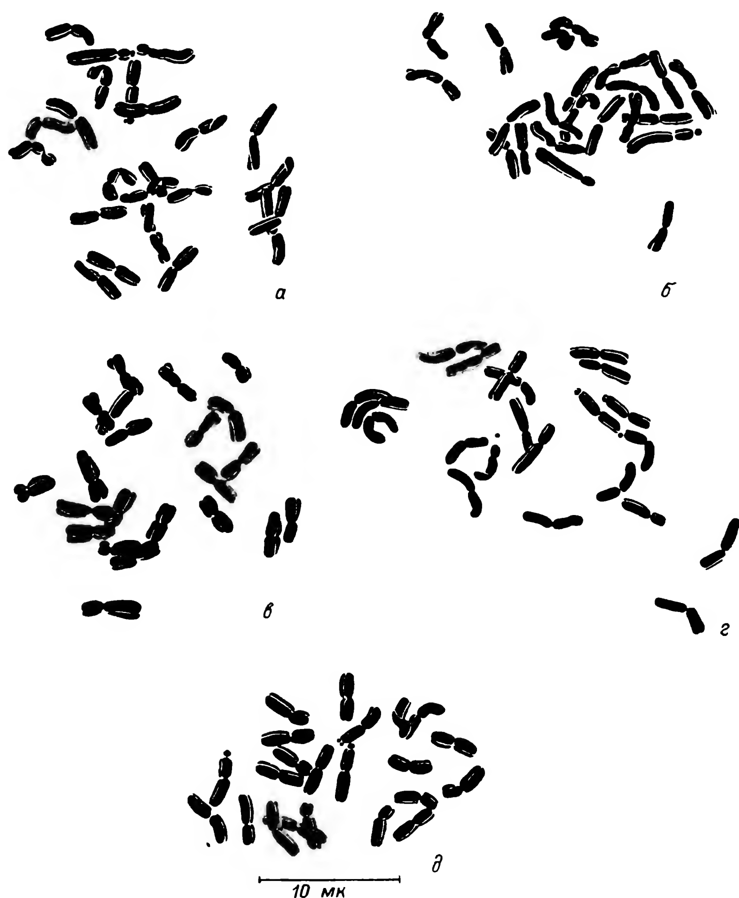


Рис. 2. Метафазные пластинки среднеазиатских видов *Rheum* L.

а — *Rh. lucidum* Losinsk., 2n=22; *б* — *Rh. darvasicum* Titov ex Losinsk., 2n=22; *в* — *Rh. cordatum* Losinsk., 2n=22; *г* — *Rh. macrocarpum* Losinsk., 2n=22; *д* — *Rh. hissaricum* Losinsk., 2n=22.

по анатомическому строению стебля: у тетраплоидной формы имеются дополнительные сосудисто-волокнистые пучки.

У *Rh. turkestanicum* Janisch., семена которого были собраны в Аяк-Гужумды на Кызылкумской пустынной станции АН Узбекской ССР, по нашим данным 2n=44. Эти результаты совпадают с данными Меньшиковой (1964а, б). Хромосомы метацентрические и субметацентрические. Спутничные хромосомы нами не обнаружены. Размеры хромосом колеблются от 3 до 5 мк (рис. 1, *г*).

Кариотипы диплоидных видов *Rh. lucidum* Losinsk., *Rh. darvasicum* Titov ex Losinsk., *Rh. cordatum* Losinsk., *Rh. macrocarpum* Losinsk., *Rh. hissaricum* Losinsk. морфологически сходные (рис. 2). У большинства видов хромосомы метацентрические и субметацентрические; у некоторых имеется 1 пара акроцентрических или субакроцентрических хромосом. Встречаются 1 или 2 пары спутничных хромосом. При воздействии кол-

хицина спутничные хромосомы сокращаются и спутники становятся почти невидимыми. Поэтому на приведенных рисунках часто не представлены спутничные хромосомы, хотя они наблюдались при изучении других метафазных пластинок.

Размеры хромосом диплоидных видов колеблются от 3 до 5.5 мк. Наиболее сходны кариотипы ревеней *Rh. lucidum* и *Rh. darvasicum.* Оба вида имеют диплоидное число хромосом 2n=22. Хромосомы метацентрические и субметацентрические; 1 пара субакроцентрических хромосом со спутником; 2-я пара спутничных хромосом субметацентрическая. Размеры хромосом колеблются от 4 до 5.5 мк (рис. 2, *а*, *б*).

В корнях ревеней *Rh. lucidum* и *Rh. darvasicum* встречались метафазные пластинки с тетраплоидным числом хромосом (2n=44). Во всех случаях, когда в метафазе наблюдались 44 хромосомы, они резко отличались от метафазных хромосом диплоидных клеток. Хромосомы тетраплоидных клеток выглядели как «недоспирализованные» рыхлые профатические хромосомы, хотя их хроматидное строение указывает, что это метафаза. Они были меньше по размерам, чем хромосомы диплоидных клеток. Можно предположить, что у некоторых представителей рода *Rheum* в клетках корней бывает соматическая полиплоидия, а описанные выше картины являются формами своеобразного эндомитоза.

Кариотипы ревеней *Rh. cordatum*, *Rh. macrocarpum* и *Rh. hissaricum* близки между собой. Большинство хромосом набора метацентрические и субметацентрические. Размеры хромосом колеблются от 3 до 5 мк. Эти виды имеют 2 пары спутничных хромосом; в отличие от ревеней блестящего и дарвазского спутничные хромосомы метацентрические и субметацентрические (рис. 2, *в*, *г*, *д*).

С. С. Ковалевская (1971) считает, что *Rh. hissaricum* является гибридом *Rh. cordatum* и *Rh. macrocarpum*. Мы не можем подтвердить ее предположение, так как для решения этого вопроса необходимо дальнейшее сравнительное изучение кариотипов этих 3 видов.

Таким образом, из встречающихся в Средней Азии 13 видов ревеней числа хромосом известны для 12. Неизученным остается *Rh. fedtschenkoi* Maxim. ex Regel, семена которого нам не удалось получить.

Нами кариологически изучено 11 видов ревеней, а для *Rh. spiciforme* Royle приводится число хромосом только по литературным данным.

Впервые определено число хромосом у 4 видов: *Rh. lucidum*, *Rh. darvasicum*, *Rh. macrocarpum* и *Rh. hissaricum*. У этих видов кариотипы близки между собой, а 2n=22.

В меристематических клетках корней ревеней *Rh. lucidum* и *Rh. darvasicum* наблюдается соматическая полиплоидия. Для рода *Rheum* приводится гексаплоидное число хромосом 2n=66, обнаруженное у *Rh. wittrockii*. Установлена новая диплоидная форма 2n=22 у ревеней *Rh. nanum* и Rh. *cordatum* и 2n=44 у ревеня *Rh. maximowiczii*. Подтверждены ранее опубликованные данные о числах хромосом 4 видов ревеней: *Rh. altaicum*, *Rh. wittrockii*, *Rh. tataricum* и *Rh. turkestanicum*.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1967). Кариология некоторых растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад. В сб.: Переселение растений на полярный север. — Ковалевская С. С. (1971). Род *Rheum* L. — Ревень. Определитель растений Средней Азии, 2. — Меньшикова Е. А. (1964а). Числа хромосом некоторых видов ревеней в связи с анатомическими особенностями видов. Цитология, 6, 2. — Меньшикова Е. А. (1964б). Анатомическая и кариологическая характеристика семейства Гречишных. Автореф канд. диссерт. — Тонян Ц. Р. (1968). Применение формалина для восстановления окраски ядер и хромосом при ускоренном методе кариологического анализа. Биол. ж. Армении, 21, 4. — Battaglia E. (1957). A new 5-minutes fixation in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2. — Chin T. C., H. W. Youngken. (1947). The cytotaxonomy of *Rheum*. Amer. J. Bot., 34, 8. — Edman G. (1929). Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Oxyria* Hill, nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen, über einige andere Polygonaceen, Acta Horti Bergiani, 9, 7. — Jaretzky R. (1927).

Einige Chromosomenzahlen aus der Familie der *Polygonaceae*. Ber. Deutsch. Bot. Geselsch., 45, 1. — Jaretzky R. (1928). Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. Jahrb. Wissench. Bot., 69, 3. — Schratz E., F. J. Schnelle. (1964). Der heutige Bestand botanischer Garten an *Rheum*-Arten. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 77, 5. — Schratz E., F. J. Schnelle u. H. Witt. (1965). Die Fortpflanzungsverhaltnisse im Genus *Rheum*. Pharmazie, 20, 6.

Ташкентский государственный педагогический институт.

(Получено 22 I 1971).

УДК 636.084.22 : 582.542.1 : 633.2.033 (925.16)

И. В. Савченко

ИЗМЕНЕНИЕ КОВЫЛЬНЫХ ПАСТБИЩ ЗАБАЙКАЛЬЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВЫПАСА

I. V. SAVCHENKO. CHANGES OF THE *STIPA* PASTURES OF TRANS-BAIKAL REGIONS AS RESULT OF GRAZING

Изучение естественных ковыльных пастбищ проводилось методом экологических рядов и шкал. Исследовалось отношение отдельных растений к выпасу, изменение диаметра дернины и задерненности почвы в ряду пастбищной дигрессии. Установлено закономерное изменение урожайности в дигрессионном ряду и фитоценотическая смена растительности.

Ковыльные пастбища довольно широко распространены на территории Бурятской АССР. Приурочены они в основном к черноземовидным почвам. По экологическим шкалам ковыльные пастбища получили следующую оценку: по шкале высотности (В) 11—15 (т. е. от предгорьев до среднегорья); увлажнение (У) 48—52 — лугово-степное; богатство и засоленность почвы (БЗ) — 14 (богатые почвы). Эдификатором ковыльных пастбищ является ковыль *Stipa krylovii* [1] — удовлетворительное кормовое растение.

Изучение изменения ковыльных пастбищ Забайкалья проводилось под руководством И. А. Цаценкина в Улан-Уденском, Хоринском, Кижингинском, Кяхтинском и Джидинском районах Бурятской АССР. Несколько ранее (1965 г.) изучалась растительность Восточного Забайкалья (Могочинский и Читинский районы) Читинской области.

Влияние выпаса на растительность Забайкалья до настоящего времени детально не изучалось. Имеются работы, где упоминается о воздействии выпаса на растительность (Гудошников, 1952; Давыдов, 1961; Рещиков, 1961; Горшкова, 1966; Зарубин, 1966). Ряд исследователей Монголии, во многих отношениях сходной с Забайкальем, отмечают в общих чертах изменение растительности пастбищ под влиянием выпаса (Юнатов, 1950; Цаценкин, и Юнатов, 1951; Калинина, 1954; Цэвгийн, 1954). Более подробно на территории Монголии изучено воздействие землероев на растительный покров (Лавренко, 1952).

В основу изучения изменения растительности ковыльных пастбищ положен метод экологических рядов и шкал (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956; Цаценкин 1967). Для растительности ковыльных пастбищ были выделены следующие ступени пастбищной дигрессии (сокращенно ПД): 1—2 — отсутствие выпаса; 3—4 — слабое влияние выпаса; 5 — умеренный выпас; 6 — сильный выпас; 7 — очень сильный выпас; 8 — полусбой; 9 — сбой; 10 — абсолютный сбой.

По отношению к выпасу разные виды растений в ковыльном сообществе ведут себя по-разному в зависимости от их биологических и хозяйственных особенностей (табл. 1).

---

[1] Название растений даны по флоре Средней Сибири М. Г. Попова (1957—1959, т. 1—2).

ТАБЛИЦА 1

Растительность ковыльных пастбищ в ряду пастбищной дигрессии (значение верхнего тертиля)

Характеристика объектов исследования	Ассоциации				
	ковыльная	ковыльно-мелкодерновинная	ковыльно-холодноиольынная	холоднополынно-твердовато-осочковая	твердоватоосочковая
Ступени пастбищной дигрессии	3—4	5	6	7	8
Количество описаний	14	16	16	20	20
Ступени увлажнения	51.5	50.5	49.5	48.5	51
Ступени богатства почвы	13.5	14	14	14	14
Общее проективное покрытие (%)	60	75	50	40	25
Виды	**Обилие и встречаемость**				
Stipa krylovii	30	50	23	2.5	0.3
Agropyrum cirstatum	8	8	8	0.5	0.1
Cleistogenes squarrosa	0.1	0.1	1.5	4	0.2
Festuca lenensis	2	10	1.5	(0.1)	—
Koeleria gracilis	1.5	1.5	1.5	0.2	(0.1)
Poa botryoides	5	8	2	0.1	+
Stipa sibirica	3	(2)	+	—	—
Carex duriuscula	+	0.2	4.5	10	18
C. pediformis	8	+	+	—	—
Caragana pygmaea	4	4	1.5	0.4	0.2
Alyssum biovulatum	0.1	0.1	0.1	(0.1)	+
Androsace villosa	+	+	0.4	(0.1)	+
Arenaria capillaris	(0.1)	(0.1)	0.2	(0.1)	(0.1)
Artemisia frigida	0.5	2.5	8	10	4
A. sieversiana	—	—	—	+	(0.2)
Aster altaicus	(0.2)	(0.1)	(0.2)	0.1	0.1
A. biennis	(0.1)	0.1	0.6	(2)	+
Bupleurum scorzonerifolium	0.3	(0.1)	(0.1)	+	—
Chenopodium aristatum	—	—	—	+	(1)
Potentilla acaulis	0.2	0.2	5	10	0.3
P. bifurca	0.2	+	0.1	0.1	0.1
Ptilotrichum elongatum	+	0.1	(0.1)	0.1	+
Scorzonera austriaca	(0.1)	(0.1)	(0.1)	(0.1)	(0.1)
Serratula centauroides	0.1	(0.1)	+	—	—
Thymus serpyllium	0.1	(0.1)	1	0.1	(0.1)
Urtica cannabina	—	—	—	—	0.3
Veronica incana	0.3	0.1	(3)	(0.1)	+

Примечание. Обилие выражено в процентах проективного покрытия; знак + означает, что растение встречается менее чем на 15% всех изученных площадок; *в скобках* обилие растений со встречаемостью 15—32%; *подчеркнуто один раз* — встречаемость 32—67%; *подчеркнуто дважды* — встречаемость 67—100%.

Наибольшее проективное покрытие ковыля Крылова отмечается на 5 ступени ПД. Снижение его проективного покрытия при слабом выпасе (ПД — 3—4) в сравнении с умеренным (ПД — 5) объясняется преобладанием на 3—4 ступенях ПД старых особей ковыля. При слабом выпасе дернина ковыля разрастается, происходит ежегодное накопление старики, которая препятствует росту молодых побегов. Умеренный выпас (ПД — 5) животных создает условия для нормального роста и развития ковыля Крылова (удаляется старика, на данной ступени преобладают средневозрастные особи). В дальнейшем (на 6—7 ступенях ПД) происходит резкое снижение обилия ковыля Крылова. При полусбое (ПД — 8) он практически выпадает из травостоя пастбища.

Злаки *Agropyrum cristatum* и *Koeleria gracilis* не изменяют своего обилия от слабого до сильного выпаса (ПД — 3—4—5—6). У мелкодерновинных злаков *Festuca lenensis* и *Poa botryoides* отмечается увеличение обилия на 5 ступени ПД. Это связано с общим улучшением условий произрастания на данной ступени.

Животные, разрыхляя верхний горизонт почвы, создают хорошую аэрацию в ее верхнем слое; оставляя кал и мочу на пастбище, они способствуют снабжению растений элементами питания. На 6—7 ступенях ПД почти все злаки резко снижают свое участие в травостое, а на 8 ступени выпадают из травостоя. Несколько иначе ведет себя в дигрессионном ряду злак *Cleistogenes squarrosa*. Он увеличивает свое обилие до 7 ступени ПД. Это связано с его циклом развития, совпадающего с максимумом выпадения осадков в изучаемом районе (июль—август). Его побеги простираются по поверхности почвы, и животные не всегда могут их стравливать.

В ковыльном сообществе имеется группа растений, увеличивающих свое обилие с возрастанием пастбищной дигрессии. К ним относятся *Carex duriuscula*, *Aster biennis*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*. Эти растения низкорослые, имеют вегетативное размножение; при выпадении не выносливых к выпасу растений они быстро занимают их место.

Ряд растений не изменяет своего участия в ряду пастбищной дигрессии; мы их назвали условно «инертными». Это — *Alyssum biovulatum*, *Arenaria capillaris*, *Aster altaicus*, *Potentilla bifurca*, *Ptilotrichum elongatum*, *Scorzonera austriaca*. Они диффузно рассеяны в растительном покрове пастбищ и конкурентно маломощны.

Некоторые растения появляются на последних ступенях пастбищной дигрессии — это *Artemisia sieversiana* и *Urtica cannabina*. Они приурочены к унавоженной почве и достигают апогея развития на старых заброшенных стоянках скота. Обращает на себя внимание увеличением обилия *Veronica incana* и *Thymus serpyllium* на 6 ступени ПД, что связано также с их вегетативным размножением. В дальнейшем они угнетаются другими, более конкурентномощными видами в данных условиях.

Следует отметить несколько иное поведение *Caragana pygmaea* в ковыльном сообществе, чем в типчаковом и холоднополынном. В двух последних сообществах наблюдается увеличение ее обилия до 6 ступени ПД. В ковыльном же сообществе *C. pygmaea* постепенно уменьшает свое обилие в дигрессионном ряду. По-видимому, в связи с произрастанием под пологом ковыля Крылова, популяции караганы в ковыльном сообществе оказываются менее жизнеспособными, чем в типчаковом и холоднополынном сообществах. Остальные виды растений постепенно уменьшают свое участие в травостое ковыльных пастбищ с увеличением пастбищной дигрессии.

Выпас домашних животных оказывает сильное воздействие на диаметр дерновины и задерненность почвы. Рассмотрим это на примере эдификатора — ковыля Крылова (табл. 2).

При выделении возрастных групп ковыля учитывались такие признаки: общее состояние особи, наличие генеративных побегов и их состояние, диаметр отмершей центральной части дерновины, соотношение между живой и отмершей частями особи.

ТАБЛИЦА 2

Диаметр дерновины особей разного возраста (в см) и процент задерненности почвы ковылем Крылова в ряду пастбищной дигрессии

Ступени пастбищной дигрессии (ПД)	3—4	5	6	7	8
Количество изученных площадок	14	15	15	18	20
Молодые особи	0.4	0.6	0.3	0.2	0.2
Средневозрастные особи	5	5	3	2	—
Старые особи	9	8	5	3	1.9
Общая задерненность	6.9	5.8	3.2	3.0	2.6

У средневозрастных и старых особей ковыля Крылова диаметр дерновины уменьшается от слабого выпаса (ПД — 3—4) к полусбою (ПД — 8). Наблюдается некоторое увеличение диаметра дерновины у молодых особей при умеренном выпасе (при ПД — 5 0.6) в сравнении со слабым использованием пастбища (при ПД — 3—4 0.4 см). В дальнейшем происходит уменьшение диаметра молодых особей ковыля. Как уже подчеркивалось, на 5 ступени ПД создаются лучшие условия для роста растений. В связи с этим и увеличивается их диаметр, так как молодые особи наиболее резко реагируют на изменение режима использования. Процент задерненности почвы ковылем Крылова находится в прямой зависимости от интенсивности выпаса: чем сильнее выпас, тем меньше задерненность.

Под воздействием выпаса происходит изменение как общей урожайности ковыльных пастбищ, так и отдельных слагающих его компонентов, о чем свидетельствуют данные табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Урожайность ковыльных пастбищ в ряду пастбищной дигрессии (в ц на 1 га сухой массы)

Хозяйственно-ботанические группы растений	Ступени пастбищной дигрессии (ПД)				
	3—4	5	6	7	8
Злаки	4.5	5.7	1.9	0.3	—
Осоки	0.3	—	0.1	0.3	0.6
Бобовые	0.1	0.1	—	—	—
Разнотравье	1.4	1.2	1.6	0.4	0.1
В том числе:					
Полынь холодная	—	0.1	0.7	1.0	0.4
Лапчатка бесстебельная	—	—	0.2	0.4	—
Общая урожайность	6.3	7.1	4.5	2.4	1.1
Количество определений урожая	7	10	8	8	7

Наибольшая урожайность злаков отмечается при умеренном выпасе (ПД — 5 5.7 ц/га). Далее происходит постепенное снижение урожайности и на 8 ступени ПД злаки выпадают из травостоя пастбищ. При слабом выпасе (ПД — 3—4) урожайность злаков ниже, чем при умеренном (ПД — 5), что объясняется худшими условиями роста в первом случае (накопление старики, преобладание старых особей ковыля). Урожайность осок увеличивается от 6 ступени ПД до 8 за счет *Carex duriuscula*. При слабом выпасе также повышается урожайность осок, но за счет *C. pediformis*. На 3—4 и 5 ступенях ПД отмечается урожайность бобовых (0.1 ц/га); в дальнейшем они выпадают из травостоя. Урожайность *Artemisia frigida* увеличивается от 5 ступени ПД до 7. При полусбое (ПД — 8) ее урожайность умень-

шается в связи с общим падением производительности травостоя на данной ступени. *Potentilla acaulis* отмечена лишь на 6 и 7 ступенях ПД. Урожайность разнотравья изменяется скачкообразно в дигрессионном ряду. Это связано с выпадением одних видов (крупнотравья) и появлением других (мелкотравья) вместо злаков. Общая урожайность травостоя ковыльных пастбищ изменяется от ступени с умеренным выпасом (ПД — 5) к полусбою (ПД — 8) в сторону уменьшения. При слабом выпасе (ПД — 3—4) общая урожайность ниже, чем при умеренном (ПД — 5), что связано с общим состоянием травостоя.

Следовательно, при слабом, умеренном и сильном выпасе (ПД — 3—6) наибольший урожай отмечается для злаков. На 7 ступени ПД максимум урожая падает на полынь холодную, а на 8 ступени ПД — на осоки.

Бессистемный, неумеренный выпас животных на природных пастбищах Бурятской АССР ведет к ряду фитоценотических изменений естественных травостоев. Эти изменения наступают уже при умеренном выпасе (ПД — 5), когда разрастаются мелкодерновинные злаки. На 6 ступени ПД ковыльные пастбища переходят в ковыльно-холоднополынные, а при очень сильном выпасе (ПД — 7) в холоднополынно-твердоватоосочковые. Сбой (ПД — 8) ведет к образованию низкопродуктивных твердоватоосочковых пастбищ на месте ковыльных.

ЛИТЕРАТУРА

Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Гудошников С. В. (1952). Основные типы кормовых угодий Торейского и Джидинского аймаков Бурят-Монгольской АССР. Уч. зап. Томск. унив., 18. — Давыдов А. Г. (1961). Изменение растительности пастбищ под влиянием выпаса. Тр. Бурятск. СХИ, 16, ч. 1. — Зарубин А. М. (1966). Растительность поймы р. Ингода. Вестн. научн. информ. Забайкальск. фил. ВГО, 6. — Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс., 60. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Рещиков М. А. (1961). Степи Западного Забайкалья. — Цаценкин И. А. (1967). Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии и Урала. — Цаценкин И. А. и А. А. Юнатов. (1951). Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики. Восточная часть Гоби. Тр. Монгольск. комисс., 40. — Цэвгийн Д. (1954). Пастбища и сенокосы северной части Убургахгайского аймака Монгольской Народной Республики. Канд. диссерт., БИН, Л. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс., 39.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт кормов им. В. Р. Вильямса,
п. о. Луговая
Московская обл.

(Получено 2 VI 1971).

УДК 581.441 : 58 (470.323)

М. И. Падеревская

ОСОБЕННОСТИ ПОЧЕК НЕКОТОРЫХ ГЕМИКРИПТОФИТОВ СТРЕЛЕЦКОЙ СТЕПИ

С 4 рисунками

M. I. PADEREVSKAYA. PECULIARITIES OF BUDS OF SOME HEMICRYPTOPHYTES FROM THE STRELETSK STEPPE

В статье анализируются биологические особенности почек 24 гемикриптофитов Стрелецкой степи по схеме, разработанной автором; приводятся их характеристики, раскрываются структурные и приспособительные признаки.

Установлено, что у гемикриптофитов почки располагаются на надземных и подземных побегах, а иногда и на корнях. Для правильного выделения гемикриптофитов как особой жизненной формы следует ориентироваться на почки нормального вегетативного возобновления. Особенности почек рекомендуется использовать для построения системы жизненных форм гемикриптофитов.

В предыдущих статьях (Падеревская, 1963, 1966) мы обратили внимание на особенности почек возобновления растений Стрелецкой степи. Были проанализированы почки некоторых нанофанерофитов, хамефитов, гемикриптофитов и геофитов.

Данная статья расширяет круг изученных гемикриптофитов. В ней дан анализ структурных особенностей гемикриптофитов, проведенный в течение 1966 г. по более сложной схеме, чем это делалось нами ранее. Она посвящена структурным особенностям указанной группы.

Гемикриптофитами Раункиер назвал растения, у которых почки возобновления или верхушки побегов находятся на уровне поверхности почвы, часто прикрытые подстилкой (Raunkier, 1905). К ним Раункиер отнес *Scrophularia nodosa*, *Epilobium montanum*, *Campanula trachelium*, *Taraxacum vulgare*, *Lysimachia vulgaris*, *Veronica longifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Carex caespitosa*, *Hypericum perforatum*, *Medicago falcata*, *Lamium album*, некоторые виды *Euphorbia*, *Thalictrum* и др.

Определяющим признаком для гемикриптофитов, по Раункиеру, является только положение почек на уровне поверхности почвы. Руководствуясь этим признаком, мы и остановились на 24 видах растений Стрелецкой степи, у которых нормальное вегетативное возобновление идет за счет почек, находящихся на уровне поверхности почвы. Под нормальным вегетативным возобновлением мы понимаем такое, которое свойственно растениям в естественных условиях, без сильных повреждений их от обмерзания, скусывания, выгорания и других факторов.

Для придаточных и мелких пазушных почек изученных нами растений характерны общие черты: они состоят из небольшого числа элементов, часто не имеют дифференцированных листьев; в них отсутствуют зачатки соцветий, их почечные чешуи однородные, без каких-либо специфических структур (Падеревская, 1957, 1963). Как правило, они остаются спящими (резервными) и выходят из этого состояния обычно лишь после гибели почек, служащих для нормального вегетативного возобновления, а иногда они развиваются в почки-побеги и тогда у них формируются листья.

В работе использовалась в основном прежняя методика (Падеревская, 1963, 1966). Анализировались главным образом почки, служащие для вегетативного возобновления средневозрастных растений. Изучались следующие наиболее существенные особенности их структуры: 1) положение всех имеющихся почек на растении — в основании побегов и корня, на корневище; 2) глубина расположения верхушки почек под поверхностью почвы, 3) количество почек, 4) характер почек возобновления (открытые, закрытые, пролептические). Открытыми мы называем почки без чешуй, закрытыми — с сомкнутыми чешуями, пролептически развивающимися — предварительно открывающиеся почки, образующие с осени побеги. В дальнейшем (см. пункты 6—12) мы анализировали только почки,

служащие для нормального вегетативного возобновления; это почки, находящиеся главным образом на уровне поверхности почвы. Кроме того, мы изучали следующие показатели: 5) линейные размеры почек (от основания до верхушки); 6) почкосложение (на поперечных срезах); при этом мы пользовались «Атласом по описательной морфологии высших растений» (Федоров и др., 1962) и различали черепитчатое, объемлющее и другие типы почкосложения; 7) происхождение чешуй; для этого использовался сравнительный метод (название почечного покрова давалось по вышеуказанному атласу); 8) количество почечных чешуй (с помощью лупы); 9) анатомические особенности почечных чешуй (на временных препаратах поперечных срезов почек); 10) опушение изучалось на целых почках, а также на срезах; мы различали опушение сильное и слабое и его отсутствие (неопушенные почки); сильным мы называем опушение в виде войлочного или густого волосяного покрова, слабым — образованное рассеянными редкими волосками; 11) сформированность побега в почке определялась с помощью лупы (при увеличениях 0.6—7×8—12.5).

В работе использовались микроскоп МРС-3 и лупа МБС-1. Все полученные данные сведены в таблицу.

Как видно из таблицы, изученные гемикриптофиты Стрелецкой степи различаются по всем особенностям почек.

1. Положение почек у гемикриптофитов различно. Они могут находиться на корневищах, у основания побегов, редко на корнях. У большинства изученных растений почки имеются на корневищах (из 24 видов у 16), а у остальных только на базальных частях побегов. Немногие растения имеют придаточные почки на корнях в дополнение к почкам, расположенным у основания побегов. Например, у *Euphorbia seguieriana* много почек как на базальных частях побегов, так и на корнях.

2. Глубина, на которой расположены почки изученных гемикриптофитов, варьирует от уровня поверхности почвы (где располагается большинство почек) до глубины 1—3 см, а на корнях почки находятся на глубине до 10—15 см. Почки, расположенные глубоко в почве, не являются основными в процессе возобновления; при нормальном возобновлении они не дают побегов.

3. Количество почек у гемикриптофитов варьирует от 1—2 до 10—15 и более (до сотни почек у молочая), но у большинства их не более 10 на средневозрастное растение.

4. У многих гемикриптофитов с осени некоторые почки образуют побеги. Из 24 исследованных видов у 19 обнаружены раскрывающиеся с осени почки, дающие побеги, и только 5 видов их не имело. Среди изученных гемикриптофитов имеются растения с закрытыми почками. Открытых почек (без чешуй) у растений рассмотренной группы не оказалось.

5. Размеры почек у изученных растений колеблются от 1 до 7—10 мм, но примерно половина изученных растений имеет почки не более 5 мм длины.

6. Почкосложение может быть черепитчатым, объемлющим, полуобъемлющим.

7. Почечные чешуи могут представлять собой видоизмененные листья, черешки, влагалища листьев, редко прилистники.

8. Количество почечных чешуй варьирует от 1 пары до 15—30, но бо́льшая часть видов растений имеет 5—6 чешуй.

9. Анатомическое строение чешуй очень разнообразно. В основном они состоят из паренхимных клеток, различных по форме и размерам. В паренхиме могут встречаться воздушные полости; они нами были обнаружены у 7 из исследованных 24 видов. У некоторых видов растений в клетках паренхимы чешуй встречаются крахмал или кристаллы.

Поверхностные клетки почечных чешуй гемикриптофитов иногда имеют пробку (*Geranium pratense*), толстую кутикулу (*Euphorbia seguieriana*).

10. Почки могут быть с опушением и без него. Последних меньше; у 7 из 24 видов. Опушение может быть сильным и слабым. Одни виды

Особенности почек возобновления гемикриптофитов Стрелецкой степи (сентябрь — октябрь 1966 года)

Вид	Органы, на которых расположены почки возобновления	Глубина залегания верхушек почек (в см)	Количество почек	Характер почек возобновления	Линейные размеры почек (в мм)	Почкосложение	Почечные чешуи (по их происхождению)	Количество почечных чешуй	Анатомические особенности чешуй	Опушение почки и его характер	Степень сформированности зачаточного побега
Agrimonia eupatoria L.	Основания побегов	0—1	1—3	Пролептические	1—10	Черепитчатое	Влагалищные	5—7	Паренхима толстостенная с крахмалом	Сильное	Дифференцированы листья
Anthyllis polyphylla Waldst. et Kit.	То же	0—2	2—7	То же	1—2	Полуобъемлющее	Прилистниковые	2—3	Паренхима крупноклетная	Слабое	То же
Antitoxicum officinale (Moench) Pobed.	Корневище	0—1	2—7	Закрытые	1—3	То же	Листовые	5—6	Паренхима с большим количеством крахмала	Отсутствует	» »
Arrhenatherum elatius (L.) Mert. et Koch	Основания побегов, корневище	0—1	1—6	Пролептические	1—2	Объемлющее	Влагалищные	5—6	Паренхима	Слабое	Примордии листьев
Asperula tinctoria L.	То же	0—2	6—10	То же	1—1.5	Черепитчатое	Листовые	8—10	Колленхима, кутикула толстая, складчатая	То же	То же
Betonica officinalis L.	Корневище	0—3	1—3	» »	3—5	Полуобъемлющее	Черешковые	2—3	Паренхима	»	Дифференцированы листья
Bunias orientalis L.	Основания побегов и корня	0—1	3—5	» »	5—6	То же	То же	2—4	Паренхима тонкостенная с крахмалом	»	То же
Bupleurum falcatum L.	Основания побегов и корня, корневище	0—2	3—8	» »	3—5	» »		5—6	Паренхима с полостями в старых чешуях и каплями жира	»	4—5 дифференцированных листьев
Centaurea jacea L.	Основания побегов, корневище	0—1	2—11	» »	2—5	Объемлющее	Влагалищные	4—5	Паренхима с большими межклетниками	Отсутствует	Примордии листьев
C. scabiosa L.	Основания побегов и корня	0—3	2—10	» »	4—5	Полуобъемлющее	Черешковые	2—3	Паренхима с воздушными полостями и кристаллами	Сильное	Дифференцированы листья
Euphorbia seguieriana Neck.	То же	0—15	Несколько десятков	» »	1—5	Черепитчатое	Листовые	Многочисленные, незаметно переходят в листья	Паренхима тонкостенная с млечным соком, эпидермис с бугорками	Отсутствует	То же

Продолжение

Вид	Органы, на которых расположены почки обновления	Глубина залегания верхушек почек (в см)	Количество почек	Характер почек возобновления	Линейные размеры почек (в мм)	Почкосложение	Почечные чешуи (по их происхождению)	Количество почечных чешуй	Анатомические особенности чешуй	Опушение почки и его характер	Степень сформированности зачаточного побега
Geranium pratense L.	Корневище	0—1	2—5	Закрытые	1—10	Черепитчатое	Прилистниковые	7—8	Паренхима, у наружных чешуй есть пробка	Слабое	Дифференцированы листья с прилистниками, цветки
G. sanguineum L.	То же	0—9	3—5	То же	5—6	Объемлющее	То же	4—5	Паренхима, в кончиках чешуй антоциан по поверхности железистые волоски	Отсутствует	Дифференцированы листья
Libanotis intermedia Rupr.	Основание побега, корневище	0—3	4—9	Пролептические	1—10	То же	Влагалищные	2—3	Паренхима с воздушными полостями	То же	То же
Melandrium album (Mill.) Garke	Основание побега	0—2	3—7	То же	3—7	Полуобъемлющее	Черешковые	4—6	Паренхима тонкостенная	Слабое	До 3-х пар дифференцированных листьев
Potentilla alba L.	Корневище	0—2	3—7 и более	» »	1—5	То же	Прилистниковые	3—4	Паренхима тонкостенная, опушение из прямых волосков	Сильное	1—2 дифференцированных листа
Prunella grandiflora (L.) Jacq.	То же	0—1	2—3 и более	» »	1—10	» »	Листовые	4—6	Паренхима	Слабое	Дифференцированы листья
P. vulgaris L.	»	0—3	2—3	» »	3—5	» »	Черешковые	4	Паренхима тонкостенная	То же	То же
Pyretrum carymbosum (L.) Willd.	»	0—4	3—15	» »	3—7	Объемлющее	То же	6—7	То же	»	» »
Scabiosa ochroleuca L.	Основания побегов и корня	0—3	6—10	» »	1—2	Полуобъемлющее	» »	4—6	Паренхима с редкими воздушными полостями и кристаллами	»	2—3 пары дифференцированных листьев
Senecio schvetzovii Korsh.	Корневище	0—1	1—3	» »	5—6	То же	Влагалищные	Защита влагалищами листьев	Паренхима тонкостенная, волоски эпидермиса длинные, курчавые	Сильное	5—6 дифференцированных листьев
Serratula heterophylla (L.) Desf.	То же	0—1,5	1—3	» »	5—6	» »	Черешковые	2—3	Паренхима тонкостенная	То же	Дифференцированы листья
Thalictrum minus L.	Основания побегов, корневище	0—3	Много	Закрытые	1—2	Черепитчатое	То же	6	Паренхима с межклетниками	Отсутствует	То же
Valeriana rossica Smirn.	То же	0—1	1—3	Пролептические	1—5	Полуобъемлющее	» »	3—4	Паренхима с полостями, на поверхности железистые волоски	То же	Дифференцированные листья, соцветия

имеют длинные курчавые волоски (*Senecio schvetzovii*), другие — железистые волоски (*Betonica officinalis*), третьи — прямые, длинные волоски (*Potentilla alba*).

11. В почках гемикриптофитов к осени закладываются зачаточные побеги со сформированными листьями, а у некоторых имеются и соцветия.

Все перечисленные особенности почек гемикриптофитов показывают, что они имеют как признаки, общие с фанерофитами и хамефитами (Падеревская, 1958, 1963), так и с геофитами (Падеревская, 1966); это связано с положением их почек возобновления, которые у гемикриптофитов лежат на уровне поверхности почвы в воздушной среде и лишь слегка прикрыты отмершими частями растений и почвой, а зимой находятся под снегом.

Однако бросается в глаза неоднородность группы гемикриптофитов, выделенной Раункиером. Интересным растением с этой точки зрения является молочай *Euphorbia seguieriana*. По расположению почек он мог бы быть отнесен как к хамефитам, так и к гемикриптофитам и криптофитам. Его можно было бы назвать хамегемикриптофитом. Он отличается от всех других изученных растений обилием почек не только в базальных частях побегов, погруженных в почву, но и на надземных частях (рис. 1); однако нормальное вегетативное возобновление у него идет за счет почек, расположенных на уровне поверхности почвы.

В поверхностных слоях почвы у молочая находятся десятки почек. Они достигают размера до 5 мм, а некоторые пролептические даже 19 мм. Каждая такая почка имеет большое количество элементов листовой природы; из них наружные мы считаем чешуями, а внутренние — собственно листьями. Наружные чешуи могут подсыхать и приобретать характер сухих пленок, а внутренние состоят из живой паренхимы. Кутикула на чешуях толстая, складчатая. В чешуях имеется один центральный проводящий пучок; клетки паренхимы содержат млечный сок.

Почки на уровне поверхности почвы и на корнях располагаются группами; вероятно, часть из них возникает как придаточные или путем ветвления спящих. В пределах группы можно видеть крупные почки с вытянутыми осями и мелкие. Здесь очень много спящих почек-побегов, которые мы многократно наблюдали на деревьях и травянистых растениях (Падеревская, 1957, 1963), а ранее у деревьев средней полосы России их описал В. Н. Любименко (1900).

Биологического объяснения такого рода особенностей молочая, произрастающего в условиях степи, пока нет. Вряд ли можно особенности расположения почек молочая объяснить существующими условиями его развития в наших степях; скорее всего это связано с условиями, в которых формировался данный вид или род.

Большое количество почек в основании побегов имеют *Bupleurum falcatum*, *Bunias orientalis* и *Centaurea scabiosa*. У них же почки могут образовываться и на корнях. Это растения безрозеточные и полурозеточные стержнекорневые. Надземные побеги у них отмирают, и возобновление идет за счет почек у поверхности почвы, а почки на корнях, придаточные, обладают способностью долго находиться в состоянии покоя, в резерве. Несмотря на наличие почек на корнях, эти виды следует относить к гемикриптофитам, так как они нормально возобновляются за счет почек у поверхности почвы.

Почки у полурозеточных растений очень своеобразны. Защитой им служит небольшое число чешуй и влагалища старых листьев, порой настолько разложившиеся, что от них остаются только сосудистоволокнистые пучки. У *Centaurea jacea* и *C. scabiosa* (рис. 2) у оснований отмерших побегов имеются короткие почки-побеги с небольшими зелеными листьями и закрытые почки с не вполне сомкнутыми и полностью сомкнутыми почечными чешуями. Почечные чешуи представляют собой влагалища листьев, на их кончике часто можно видеть редуцированные листовые пластинки. В паренхимной части наружных почечных чешуй имеются большие воздушные полости. Листья у васильков в почке дифференцированы или представлены примордиями.

Libanotis intermedia имеет по нескольку почек в пазухах розеточных листьев. Центральная почка наиболее развита, боковые развиты очень слабо. Это типичное монокарпическое полурозеточное растение. Защитой развивающимся почкам служат влагалища листьев; они располагаются глубоко в их пазухах.

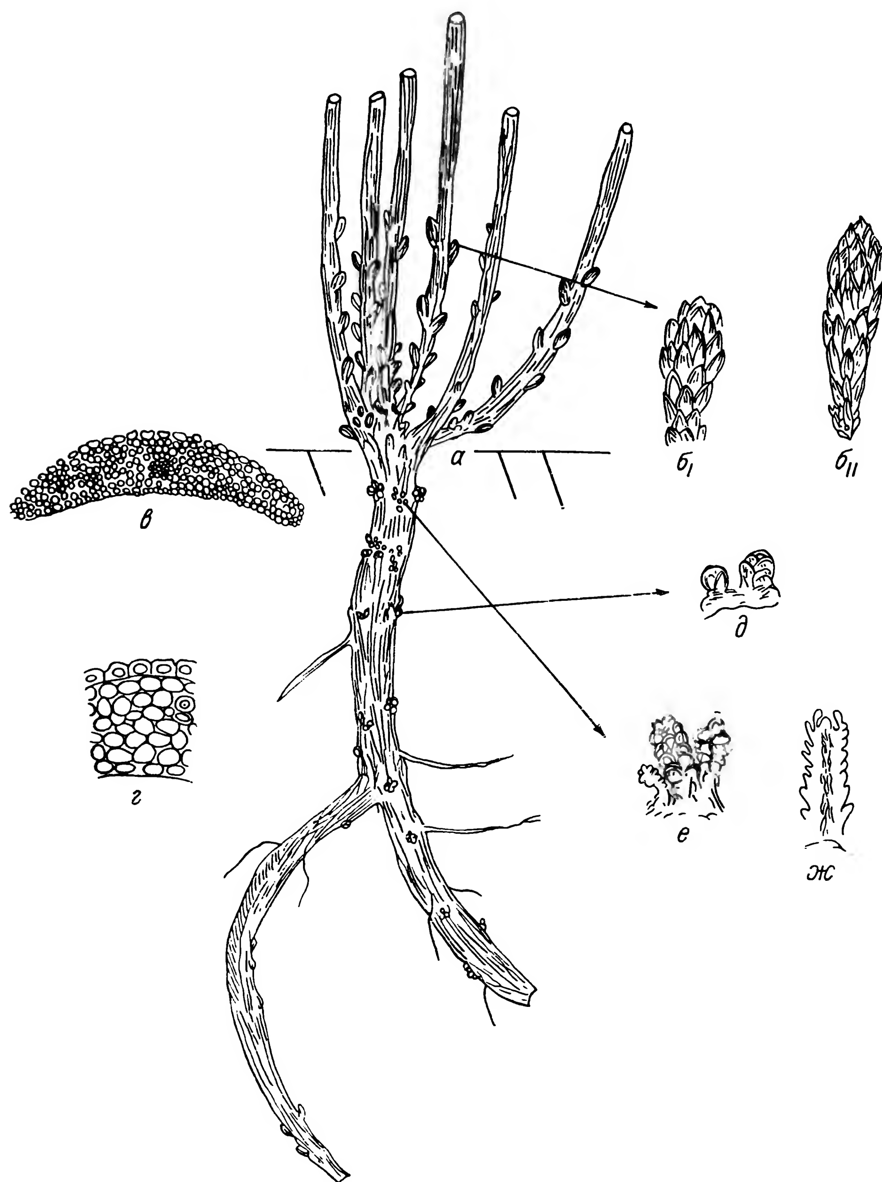


Рис. 1. *Euphorbia seguieriana.*

а — базальная часть растения с почками; *б*₁ и *б*₁₁ — закрытые почки в базальной части; *в—г* — поперечный срез чешуи; *д, е* — придаточные почки корня; *ж* — удлиненная почка в нижней части побега (продольный срез).

Таким образом, полурозеточные и безрозеточные стержнекорневые гемикриптофиты отличаются по положению почек; у некоторых из них в базальной части стержневого корня развиваются почки.

Среди многочисленных корневищных гемикриптофитов различаются короткокорневищные и длиннокорневищные.

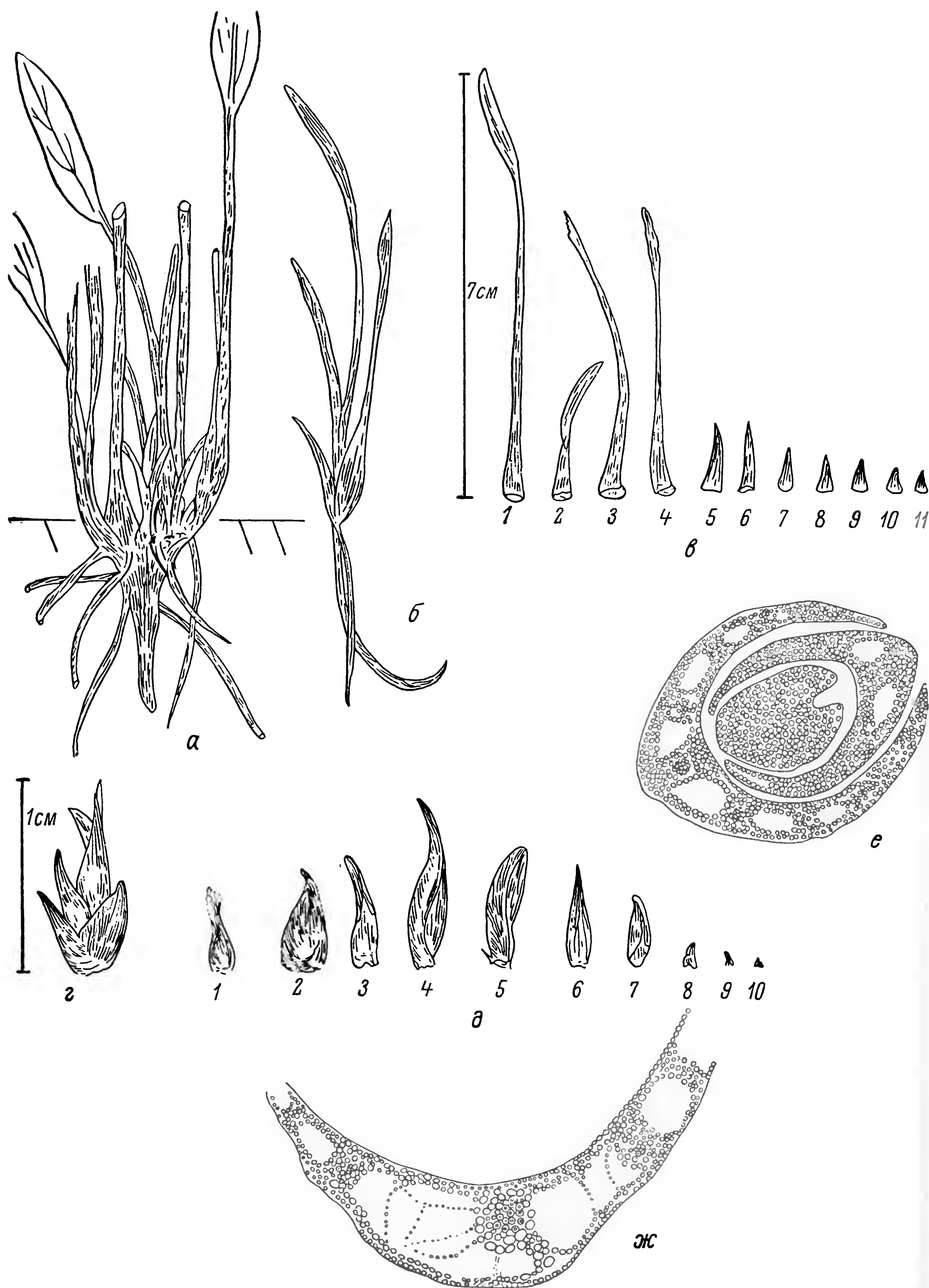


Рис. 2. *Centaurea jacea.*

а — **базальная часть растения с почками**; *б* — **открытая** почка возобновления; *в* — элементы открытой почки; *1—4* — чешуи, *5—11* — зачатки листьев; *г* — закрытая почка возобновления; *д* — элементы закрытой почки: *1—5* — чешуи; *6—10* — зачатки листьев; *е* — поперечный срез закрытой почки (увел. 29); *ж* — поперечный срез чешуи.

У короткокорневищных растений, к которым следует отнести *Pyrethrum carymbosum*, *Geranium pratense* и вообще большинство изученных нами гемикриптофитов (15 из 24), количество почек не меньше, чем у длиннокорневищных. К последним мы считаем возможным отнести *Prunella vulgaris*, *Thalictrum minus*, *Asperula tinctoria* (3 вида из 24). У короткокорневищных растений почки расположены близко к поверхности почвы в па-

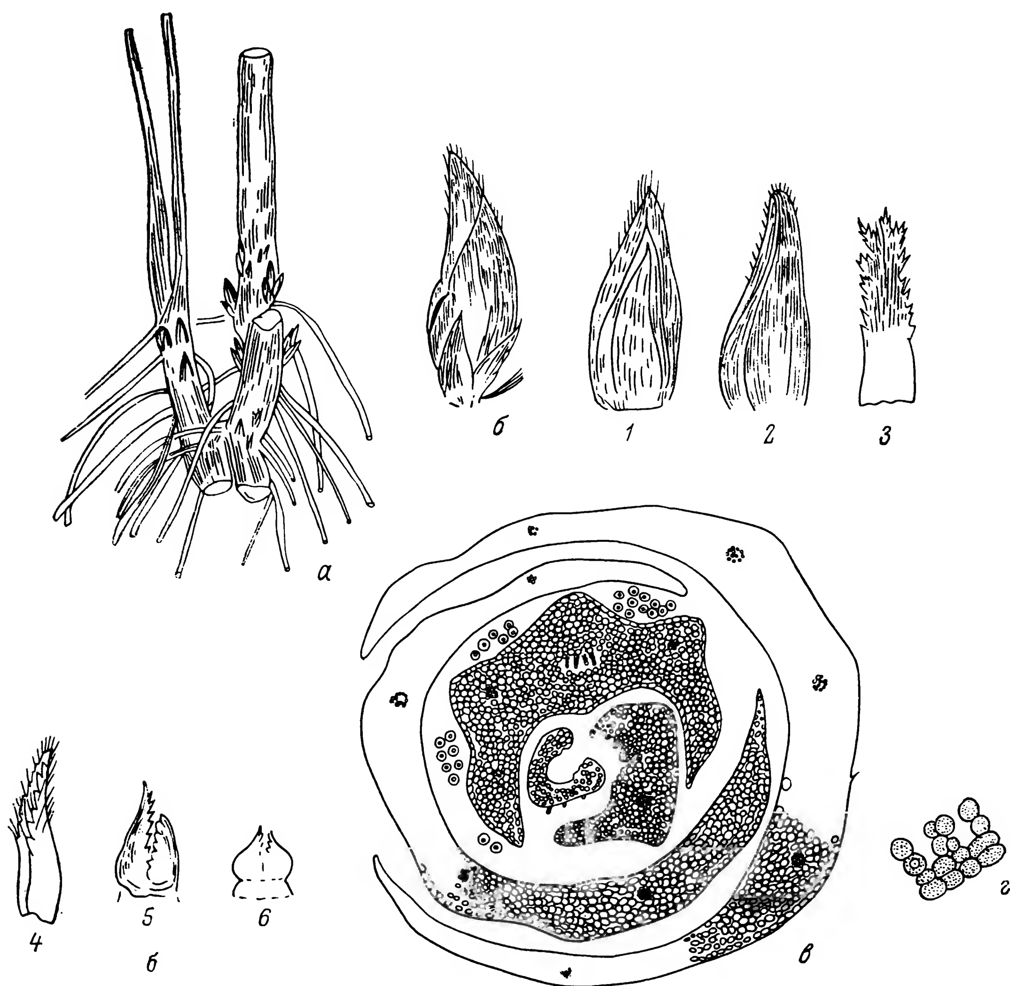


Рис. 3. *Pyrethrum carymbosum.*

а — корневище с почками; *б* — почка возобновления (увел. 10.5): *1* —вид почки после снятия нескольких чешуй, *2* — восьмая чешуя, *3* — зачаток листа, *4* — второй зачаточный лист, *5*— почка после снятия двух листьев, *6* — почка после удаления четырех листьев; *в*— поперечный срез через почку (увел. 13); *г* — железистые волоски с поверхности чешуй (увел. 32).

зухах низовых листьев (рис. 3 и 4). Почки у них небольшие, с опушением или без него, иногда с воздушными полостями в чешуях.

Изложенные данные показывают, что для правильного выделения группы гемикриптофитов и устранения ошибок необходимо орентироваться на почки нормального вегетативного возобновления.

Установленные нами разнообразные приспособительные черты в морфологии почек могут быть использованы для новой классификации гемикриптофитов, основанной на структурных особенностях их почек возобновления.

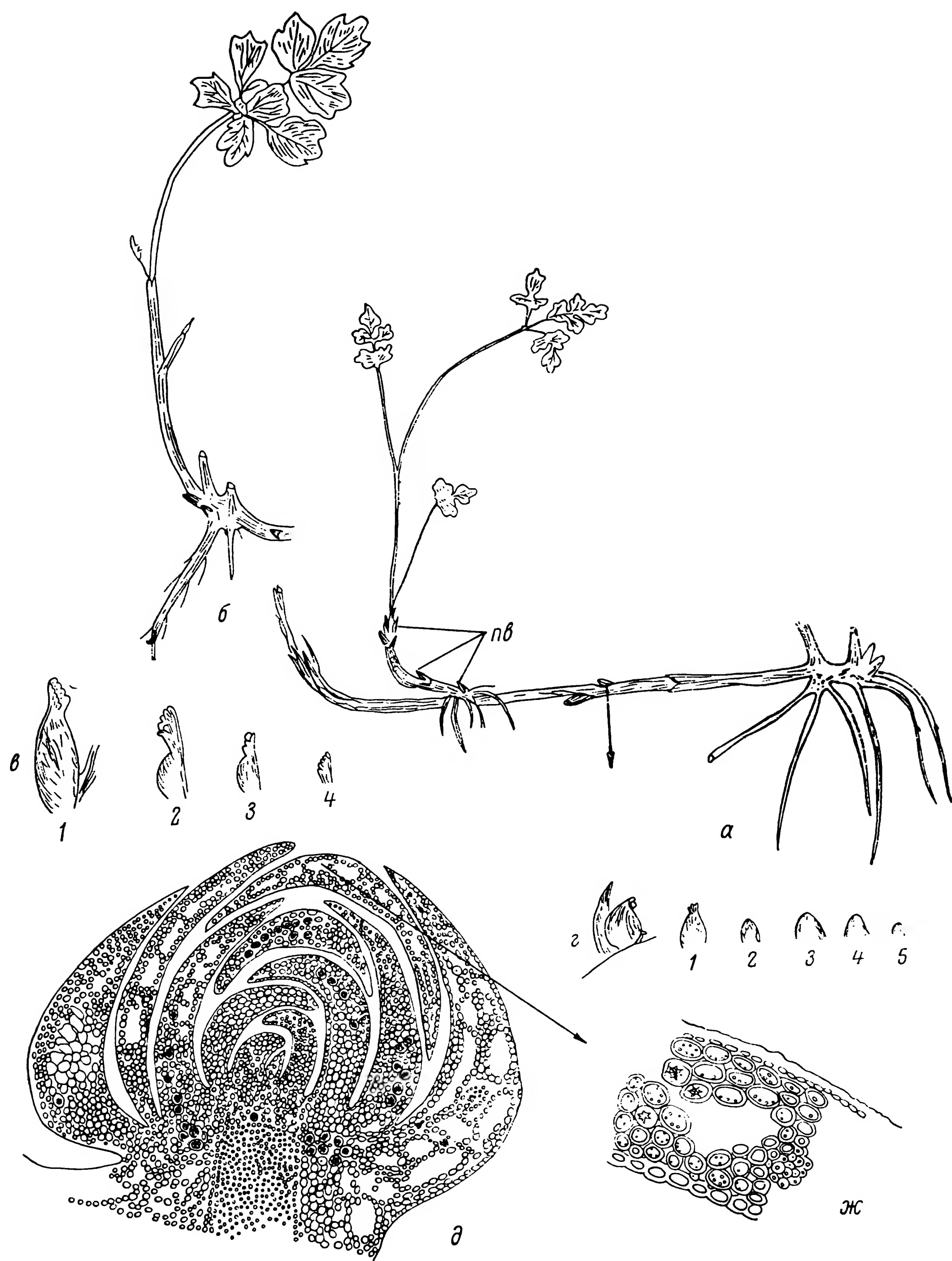


Рис. 4. *Thalictrum minus*.

а, *б* — корневище с почками; *в* — верхушечная почка: *1* — общий вид, *2—4* — зачатки листьев; *г* — почка корневища: *1* — общий вид, *2—5* — зачатки листьев; *д* — продольный срез почки (увел. 13); *ж* — участок поперечного среза чешуи почки.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Любименко В. Н. (1900). О спящих почках. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., отд. бот., 30, 3. — Падеревская М. И. (1957). К биологии спящих почек дуба. Уч. зап. Курск. гос. пед. инст., IV. — Падеревская М. И. (1958). К вопросу о значении почечных чешуй. Уч. зап. Курск. гос. пед. инст., IV. — Падеревская М. И. (1963). К вопросу об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи. Бот. ж., 48, 2. — Падеревская М. И. (1966). Биологические особенности почек геофитов Стрелецкой степи. Бот. ж., 51, 1. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн., МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений.—Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Федоров А. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. — Raunkier C. (1905). Types biologiques pour la Geographie botanique. Oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selska, Forhandl., 5.

Курский педагогический институт. (Получено 4 II 1972).

УДК 581.543[674.03+635.976 (479.22)

Г. С. Татишвили

ИТОГИ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ НАД ДИКОРАСТУЩИМИ ДЕРЕВЬЯМИ И КУСТАРНИКАМИ В БАТУМСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

С 3 рисунками

G. S. TATISHVILI. THE RESULTS OF PHENOLOGICAL OBSERVATIONS OF SPONTANEOUS TREES AND BUSHES IN THE BATUMI BOTANICAL GARDENS

В статье приводятся результаты 17-летних фенологических наблюдений над 50 видами деревьев и кустарников в Батумском ботаническом саду. Показано, что разные группы растений по-разному реагируют на внешние факторы, в зависимости от географического происхождения. Отмечаются факты вторичного цветения, затяжного плодоношения и апериодичности сезонного развития у некоторых растений. Некоторые интродуцированные в саду дикорастущие деревья и кустарники цветут, но не плодоносят.

Фенологические наблюдения, проводимые в разных климатических условиях СССР, позволяют установить приуроченность фенофаз к климатическим и погодным условиям. Из этих наблюдений следуют практические выводы, важные для народного хозяйства, особенно для земледелия, они помогают также правильному планированию и рациональному использованию растительных ресурсов. В связи с этим изучение фенофаз дикорастущих растений в условиях Батуми, где без особого ухода в открытом грунте произрастают и часто дичают многие субтропические растения, представляет большой интерес.

Фенологические наблюдения за дикорастущими растениями в Батумском ботаническом саду были начаты в 1939 г. (Дмитриева, 1948; Татишвили, 1967б). В настоящей статье приводятся сводные данные фенологических наблюдений за 17 лет.

Местная дендрофлора до некоторой степени является субтропической; здесь произрастают полувечнозеленые деревья и кустарники. Под пологом леса нередки густые заросли рододендрона *Rhododendron ponticum*, лавровишни *Laurocerasus officinalis*, самшита *Buxus colchica*, плющей — *Hedera colchica* и *H. caucasigena*, полулистопадных растений — черничника кавказского *Vaccinium arctostaphylos* и сассапарили *Smilax excelsa*; нередки листопадные инжир (*Ficus carica* и *F. colchica*), хурма *Diospyros lotus* и другие виды тропического происхождения.

Наблюдениями установлено, что дикорастущие деревья и кустарники в Батумском ботаническом саду из года в год проходят фенологические фазы почти в одни и те же сроки (см. таблицу). Даже после сравнительно суровых зим[1] самые большие отклонения от средних сроков в начале фаз развития растений достигали лишь 8—12 дней.

В самые краткие сроки и почти одновременно у большинства деревьев и кустарников происходит облиствение кроны. Наиболее распространенные

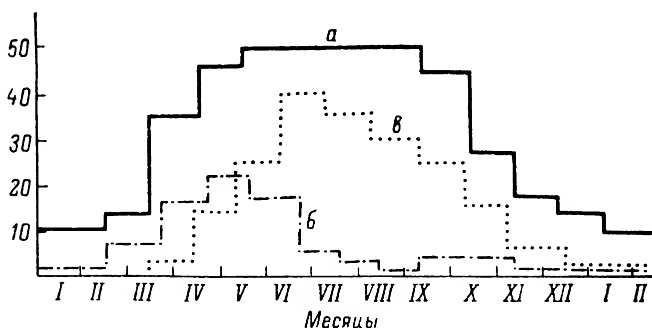


Рис. 1. Феноспектр древесных и кустарниковых растений Батумского ботанического сада.

а — вегетация, *б* — цветение, *в* — плодоношение; *на оси ординат* — число видов.

деревья и кустарники колхидского леса покрываются листвой со второй половины марта до первой половины апреля. Таковы граб *Carpinus betulus*, бук *Fagus orientalis*, дуб *Quercus hartwissiana*, рододендрон *Rhododendron luteum*, ольха *Alnus barbata*, алыча *Prunus divaricata*, бересклет *Evonymus europaea*, клекачки (*Staphylea colchica* и *S. pinnata*), бузина

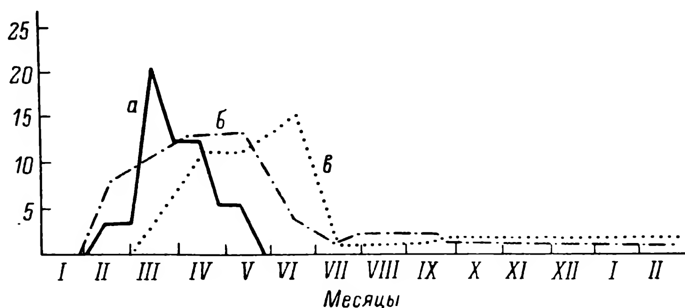


Рис. 2. Кривые, характеризующие начало фенологических фаз у дикорастущих древесных и кустарниковых растений Батумского ботанического сада.

а — облиствение (за исключением вечнозеленых растений), *б* — цветение, *в* — плодоношение; *на оси ординат* — число видов.

Sambucus nigra, орешник *Corylus avellana*, черешня *Cerasus avium* и др. Сравнительно поздно пробуждаются и покрываются листьями каштан *Castanea sativa*, липа *Tilia caucasica*, ильм *Ulmus glabra*, хурма *Diospyros lotus*, инжир (*Ficus carica* и *F. colchica*), лапина *Pterocarya pterocarpa*. Наиболее поздним появлением листьев отличается прутняк *Vitex agnus-castus*; он часто до половины июня стоит без листьев.

Для более наглядного сравнения длительности разных фаз развития у древесных и кустарниковых пород приводим феноспектр и кривые фенофаз (рис. 1, 2 и 3).

[1] Пятилетие — 1949 (1950—1953) 1954 гг. имело зимы более суровые, чем два предшествующих пятилетия.

Феноменология дикорастущих деревьев и кустарников Батумского ботанического сада[1]

Виды растений (по системе Энглера)	Вегетация[2]		Цветение		Плодоношение	
	начало	конец	начало	конец	начало	конец
Лапина крылоплодная — *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth	2/IV	1/XI	3/IV	3/V	1/VI	1/XI
Граб обыкновенный — *Carpinus betulus* L.	2/III	1/X(XII)	2/III	2/IV	3/IV	2/VI(X)
Лещина обыкновенная — *Corylus avellana* L.	1/III	1/XII	1/II	1/IV	2/V	2/IX
Ольха бородатая — *Alnus barbata* C. A. Mey.	2/III	2/XII	2/II	3/III	2/III	2/XI(XII—I—II)[3]
Каштан посевной — *Castanea sativa* Mill.	1/V	2/XI	1/VI	2/VII	3/VI	3/IX
Дуб Гартвиса — *Quercus hartwissiana* Stev.	1/IV	3/XI	1/IV	2/V	2/V	3/IX
Бук восточный — *Fagus orientalis* Lipsky	1/III	2/XI(XII)	1/III	1/V	1/IV	2/X
Ильм шершавый — *Ulmus glabra* Huds.	2/IV	2/XI	3/III	2/IV	1/IV	3/V
Смоковница обыкновенная — *Ficus carica* L.	3/IV	2/XI	1/V	1/VII	3/VI	3/IX
Хмель обыкновенный — *Humulus lupulus* L.	3/III	2/XI(XII)	3/V	2/VII	2/VI	1/IX
Ломонос виноградолистный *Clematis vitalba* L.	3/III	1/XI	3/V	2/VII	2/VI	2/XI
Барбарис обыкновенный — *Berberis vulgaris* L.	2/IV	1/XI	2/IV	2/VI	2/V	1/X
Лавр благородный *Laurus nobilis* L.	Апрель	Весь год	3/III	3/IV	2/IV	2/XI
Чубушник кавказский — *Philadelphus caucasicus* Koehne	1/IV	3/XI	2/V	1/VII	1/VI	1/X
Мушмула германская — *Mespilus germanica* L.	2/III	1/X	3/IV	1/VI	2/V	3/X
Боярышник пятипестичный — *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit.	2/III	2/X(XI)	2/IV	1/VI	3/V	2/IX
Боярышник согнутостолбиковый — *C. kyrtostyla* Fingerh.	2/III	2/X(XI)	1/IV	3/V	1/V	2/X
Ежевики белесоватая и кавказская — *Rubus candicans* Weihe, *R. caucasicus* Focke	3/III	3/XII(I—II)[3]	3/V	2/VII	1/VII	2/VIII
Роза собачья — *Rosa canina* L.	2/V	1/X	3/V	1/VII	1/VI	3/VIII
Алыча — *Prunus divaricata* Ledeb.	2/III	2/X	1/II(XI)	3/III	1/III(XII)	3/VII
Вишня птичья *Cerasus avium* (L.) Moench	3/III	2/X	2/III	2/IV	3/IV	3/VI
Лавровишня аптечная — *Laurocerasus officinalis* M. Roem.	Апрель—май	Весь год	1/II(IX)	3/VI	2/V	3/VIII
Бобовник европейский — *Ulex europaeus* L.	Весь год		1/II(VIII)	2/IV(XII)	2/III	2/XII
Дрок испанский — *Spartium junceum* L.	2/III	2/XI	3/IV	3/VI	2/V	1/X
Самшит колхидский — *Buxus colchica* Pojark.	Май	Весь год	2/III	2/IV	1/IV	1/VII
Падуб колхидский — *Ilex colchica* Pojark.	Апрель—май	То же	3/III	1/V	2/IV	2/III
Бересклет обыкновенный — *Evonymus europaea* L.	1/IV	1/XI	2/IV	1/VI	2/V	3/VIII
Клекачка колхидская — *Staphylea colchica* Stev.	1/III	2/X	1/III	1/V	2/IV	2/IX
Клекачка пористая — *S. pinnata* L.	1/III	2/X	1/III	3/IV	2/IV	2/IX

Виды растений (по системе Энглера)	Вегетация[2]		Цветение		Плодоношение	
	начало	конец	начало	конец	начало	конец
Крушина ольховидная — *Frangula alnus* Mill.	3/III	1/XII	1/V	1/IX	3/VI	3/XI
Липа кавказская — *Tilia caucasica* Rupr.	1/IV	3/XI	3/V	1/VII	2/VI	2/X
Ладанник шалфеелистный — *Cistus salvifolius* L.	2/V		1/V	1/VI	3/V	2/VII
Волчеягодник понтийский — *Daphne pontica* L.	2/II	2/XI	1/II(VII)	3/VII(XI)	1/VII	2/XI
Облепиха крушиновая — *Hippophaë rhamnoides* L.	3/III	2/XI(XII)	3/III	1/V	1/IV	1/IX
Гранат — *Punica granatum* L.	2/IV	2/X	1/VI	3/VII	Не образует	
Плющ кавказский — *Hedera caucasigena* Pojark.	Апрель—май	Весь год	1/IX	3/X	3/IX	3/XII(I—II)
Плющ колхидский — *H. colchica* C. Koch	То же	То же	1/IX	2/X	2/IX	3/XII(I—II)
Свидина южная — *Swida australis* (C. A. Mey.) Pojark.	1/V	2/XI	2/V	3/VI	1/VI	3/IX
Рододендрон желтый — *Rhododendron luteum* Sweet	2/IV	3/XI	3/II	3/V	2/III	2/IX
Рододендрон Унгерна — *Rh. ungernii* Trautv.	Апрель—май	Весь год	1/VI	3/VIII	3/VI	2/X
Рододендрон понтийский — *Rh. ponticum* L.	То же	То же	1/II(X—II)	3/V	3/IV	2/X
Эпигея гаультериевидная — *Epigaea gaultherioides* (Boiss. et Bal.) Takht.	Весь год		3/VI	2/VII	Не образует	
Черничник кавказский — *Vaccinium arctostaphylos* L.	1/III	2/XII	1/IV	3/XI(I—II)	1/VI	2/XII
Хурма кавказская — *Diospyros lotus* L.	1/IV	2/XI	1/V	2/VI	2/VI	3/XII(I)
Филлерea Медведева — *Phillyrea medwedewii* Sred.	Весь год		2/IV	2/V		
Бирючина обыкновенная — *Ligustrum vulgare* L.	2/III	2/XII(I—II)	2/V	2/VII	1/VI	2/XII(I—II)
Аврамово дерево — *Vitex agnus-castus* L.	3/V	3/XI	1/VIII	3/IX	1/IX	1/XI
Бузина черная — *Sambucus nigra* L.	3/II	3/XI	3/III(XII)	2/VI	2/IV	3/VIII
Калина обыкновенная — *Viburnum opulus* L.	3/III	1/XI(XII)	1/IV	3/V	1/V	2/X
Калина восточная — *V. orientale* Pall.	3/III	1/X(XI)	1/IV	3/V	Не образует	
Жимолость душистая — *Lonicera caprifolium* L.	2/II	1/XI	1/IV	3/V	1/V	2/VII
Сассапариль — *Smilax excelsa* L.	1/V	3/II следующего года	3/V	1/VII	3/VI	3/XI(XII)

[1] В таблице даты фенологических фаз указаны двумя цифрами; из них первая, арабская, указывает декаду, римская — месяц (например, 2/III обозначает вторую декаду марта).
[2] В этих графах показаны начало облиствения и конец листопада.
[3] В скобках январь, февраль следующего года.

Из приведенных на рисунках данных видно, что цветение местных деревьев и кустарников в Батумском ботаническом саду носит затяжной характер. В основном оно продолжается со второй половины февраля до второй половины июля, но отдельные виды продолжают цвести и в осенне-зимний период (рис. 2).

К рано цветущим относятся *Ulmus glabra*, *Corylus avellana*, *Alnus barbata*, *Prunus divaricata*, *Hippophaë rhamnoides*, *Carpinus caucasica*, *Fagus orientalis*, *Rhododendron luteum*. Перечисленные растения делятся на две группы: одни сначала покрываются цветками и потом листьями (*Ulmus glabra*, *Alnus barbata*, *Corylus avellana*, *Rhododendron luteum* и др.), другие одновременно распускают листовые и цветочные почки (*Carpinus caucasica*, *Fagus orientalis*, *Prunus divaricata*, *Cerasus avium*). Нередко цветение временно задерживается из-за весенних похолоданий (в марте), а затем возобновляется с потеплением; это значительно снижает в последующем семенную продуктивность. Не лишен интереса факт, что алыча в благоприятных условиях зимою 1954/55 года (26 XII) не только цвела вторично, но и образовала плоды от 0.4 до 0.8 см в диаметре (рис. 3).

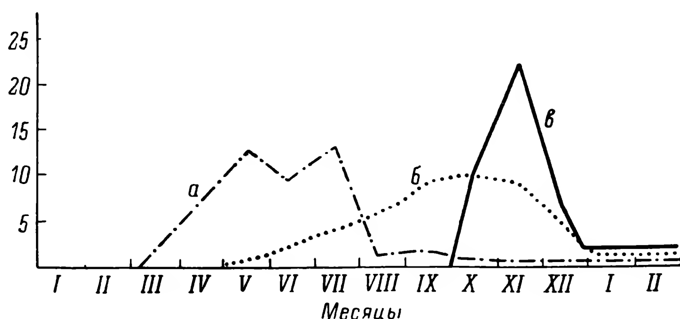


Рис. 3. Кривые, характеризующие конец фенологических фаз у дикорастущих древесных и кустарниковых растений Батумского ботанического сада.

а — цветение, *б* — плодоношение, *в* — листопад (за исключением вечнозеленых растений); *на оси ординат* — число видов.

Вслед за этой группой зацветает вторая, более обширная группа растений: *Ligustrum vulgare*, *Berberis vulgaris*, *Sambucus nigra*, *Evonymus europaea*, *Crataegus pentagyna* и *C. kyrtostyla*, *Viburnum opulus* и *V. orientale*, *Quercus hartwissiana* и др. С конца апреля—начала мая зацветают *Ficus carica*, *F. colchica*, *Diospyros lotus*, *Cistus salvifolius* и *Smilax excelsa*; они заканчивают цветение в конце мая. Более поздно, в мае—июне цветут *Tilia caucasica*, *Punica granatum*, *Castanea sativa*, а цветение прутняка *Vitex agnus-castus* начинается лишь с конца июля или с начала августа. Как исключение, за весь период наблюдений 2—3 раза отмечалось вторичное цветение *Castanea sativa*.

Плодоношение деревьев и кустарников является самым длительным периодом сравнительно с другими фенологическими фазами. Оно начинается с марта и длится до конца года (рис. 1), хотя максимум плодоносящих видов приходится на июнь; плодоношение заканчивается лишь в январе—феврале следующего года. Плодоношение у некоторых видов (*Ulmus glabra*) длится 1—1.5 месяца; в то же время у *Sambucus nigra*, *Frangula alnus*, *Evonymus europaea*, *Crataegus pentagyna*, *C. kyrtostyla* и *Viburnum opulus* оно продолжается несколько месяцев, а у *Diospyros lotus* — с июня до конца года. У *Vaccinium arctostaphylos* и *Daphne pontica* очень ярко выражена апериодичность цветения: в любой период года они могут быть встречены в цветках или в плодах.

Листопад, как и облиствение, у древесных и кустарниковых пород происходит в самые сжатые сроки. Он в основном протекает со второй половины октября до конца ноября или начала декабря; нередки случаи, что у некоторых растений листья остаются до конца декабря.

У средиземноморских видов *Ligustrum vulgaris* и *Prunus divaricata* на поздних побегах часто сохраняются листья до весны; *Smilax excelsa* даже в суровых зимних условиях перезимовывает с зелеными листьями и в Батумском ботаническом саду является зимнезеленым растением, теряющим старые листья лишь весной.

Обращает на себя внимание тот факт, что листопад у большинства древесных пород начинается с верхушки и с боковых наружных веток; позднее постепенно оголяется все растение; внутри кроны развитие листьев происходит позднее.

Особый интерес представляют фазы развития вечнозеленых, реликтовых растений колхидского леса. *Rhododendron ponticum* в Батумском ботаническом саду цветет дважды в году — весной, в марте—апреле, и осенью, в сентябре—ноябре; нередко в безморозные зимы цветковые почки на некоторых экземплярах его распускаются в течение всей зимы. Также обращает на себя внимание своеобразное развитие ростовых почек рододендронов. У рододендрона понтийского рост побегов начинается после цветения (апрель—май), а у рододендрона Унгерна рост их происходит перед цветением (апрель—май). У *Laurocerasus officinalis* и *Buxus colchica* молодые побеги развиваются в основном после цветения, в апреле—мае. Особенно обильное появление побегов у самшита отмечается с мая.

У рододендрона понтийского листопад происходит после образования побегов (июнь—июль), а у рододендрона Унгерна после заложения цветочных и ростовых почек (август—октябрь). У обоих видов смена листьев происходит через 1.5 года; редко можно найти на них двухлетние листья. У некоторых вечнозеленых растений наблюдается раннее набухание генеративных почек, которые с осени до весны находятся почти в полураскрытом состоянии у *Buxus colchica* и *Laurocerasus officinalis* (с 1/XII по 1/III). У рододендрона понтийского это явление выражено ярче всего. Как уже говорилось, в благоприятных зимних условиях он находится в цветущем состоянии; в суровых зимних условиях у него нередко отмерзают венчики в полураскрывшихся цветках. Это дает право думать, что прекращение цветения зимой у него является вынужденным.

Обращает на себя внимание своеобразный ход развития растений, у которых по тем или иным причинам был нарушен нормальный цикл развития. Так, например, нормально цветущая и плодоносящая 20-летняя лавровишня, подвергшаяся сильному заболеванию, полностью лишилась листьев в конце осени 1955 г.; весной 1956 г. было замечено обильное появление молодых облиственных побегов, но цветения не было. Этот же экземпляр нормально вегетировал и в следующую весну 1957 года, но также не цвел. Таким образом, вечнозеленое растение, лишившись полностью листьев, утратило репродуктивную способность на 2—3 года.

Установлено, что в условиях Батумского сада заметное влияние на сроки наступления фенофаз оказывает микроклимат. В то время как на плодовом участке Отдела влажных субтропиков Закавказья на склоне северо-западной экспозиции алыча и вишня (*Cerasus avium*) находятся в фазе полного цветения, в более холодной низменности они еще не начинают цвести. Бархатный клен *Acer velutinum* в 15-летнем возрасте цвел уже 3 года в верхнем участке Отдела, а в холодной влажной низменности он еще не начинал цвести, хотя здесь он представлен более мощно развитым экземпляром.

Отмечено также, что некоторые интродуцированные в Саду дикорастущие в Аджарии деревья и кустарники цветут, но не плодоносят, тогда как в естественных местообитаниях они дают полноценные семена. Так, например, на протяжении многих лет в Отделе влажных субтропиков Закавказья и в других местах Сада растет *Phillyrea medwedewii*; она нормально цветет, но не плодоносит; в нижнем же и среднем горных поясах, вблизи сел. Аджарисцкали и Махунцети, она дает обильный урожай семян. Калина *Viburnum orientale* в горных условиях хорошо плодоносит, а в Саду цветет, но плодов не образует.

На основе изложенного материала можно сделать следующие выводы.

1. Наблюдения над древесными и кустарниковыми породами в Батумском ботаническом саду свидетельствуют о влиянии географического происхождения растений на их развитие; хотя это влияние в значительной мере сглажено местными условиями, оно в основном определяет ход их сезонного развития.

2. Апериодичность фенологических фаз свойственна растениям более южного происхождения — волчеягоднику понтийскому, черничнику кавказскому, сливе растопыренной (алыче).

3. У одних видов вечнозеленых древесных и кустарниковых пород фенологические фазы характеризуются строгой сезонностью (падуб, самшит, плющ); у других они апериодичны (рододендрон понтийский, лавровишня).

ЛИТЕРАТУРА

Галахов Н. Н. (1950). Вторичное цветение растений в 1949 г. Природа, 7. — Дмитриева А. А. (1948). Фенология дикорастущей флоры Батумского ботанического сада. Бот. ж., 33, 1. — Мискин Г. Е. (1956). Календарь цветения деревьев и кустарников. — Татишвили Г. С. (1962). Рододендрон понтийский. Цветоводство, 11. — Татишвили Г. С. (1967а). Опыт введения в культуру некоторых дикорастущих растений Аджарии. Тр. Батумск. бот. сада, 14. — Татишвили Г. С. (1967б). Фенология травянистых растений в Батумском ботаническом саду. Тр. Батумск. бот. сада, 14. — Троицкий Н. Д. (1932). К вопросу о рано и поздно распускающихся расах у древесных пород. Бот. ж., 17, 4.

Батумский ботанический сад
Академии наук ГрузССР.

(Получено 12 X 1971).

УДК 581.321.1 : 582.683.3

Г. Б. Родионова

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ И ИНТЕГУМЕНТОВ У *HELIOPHILA AMPLEXICAULIS* L.

С 6 рисунками

G. B. RODIONOVA. DEVELOPMENT OF SEEDBUD AND INTEGUMENTS IN *HELIOPHILA AMPLEXICAULIS* L.

Рассматривается необычное для крестоцветных развитие и строение семяпочки у *Heliophila amplexicaulis* L. — представителя трибы *Heliophileae*. Развитие внутреннего интегумента *Heliophila* после оплодотворения происходит путем разрастания клеток с образованием в них большого числа ядер. В процессе развития зародыша эти крупные многоядерные клетки разрушаются и от внутреннего интегумента остаются 2 наружных мелкоклеточных слоя. В вентральной части семяпочки отсутствует вырост, в связи с чем зародышевый мешок *Heliophila* не изогнут подковообразно, что свойственно другим изученным представителям крестоцветных. Развитие внутреннего интегумента на основе ценоцитных образований является, по-видимому, вторичным для этого семейства.

Как показывает пример *Heliophila*, ценоцитное состояние клеток, обнаруженное у покрытосемянных при развитии женского гаметофита, тапетума, микроспорангия, эндосперма и зародыша, может быть и в покровах макроспорангия. Своеобразие эмбриологического развития *Heliophila* подтверждает обособленное положение трибы *Heliophileae* в системе Янхена (Janchen, 1942, цит. по: Engler, 1964).

Все изученные представители крестоцветных сходны по большинству эмбриологических признаков (Vandendries, 1909; Schnarf, 1931; Родионова, 1967).

Так, семяпочки крестоцветных обычно согнутые, двупокровные, с небольшим быстро разрушающимся нуцеллусом. Большинство исследователей рассматривают семяпочку крестоцветных как кампилотропную (Vandendries, 1909; Netolitzky, 1926; Thompson, 1933; Sulbha, 1957, и др.).

Единственный автор, Бокэ (Bocquet, 1959), исследовав подробно развитие семяпочки *Biscutella eierhorrifolia* Loisel. из сем. крестоцветных, отметил ранний изгиб фуникулюса под халазой, а также последующее изгибание нуцеллуса; он считает, что окончательно сформировавшаяся в онтогенезе семяпочка крестоцветных анаамфитропная.

Проведенное нами исследование эмбриологии представителей различных триб сем. крестоцветных (Родионова, 1967) показало, что у всех изученных видов, кроме *Heliophila amplexicaulis* L., семяпочки развиваются сходно, подобно тому, как это описано для *Biscutella* (Bocquet, 1959). В процессе развития семяпочка изгибается и ко времени окончательной дифференцировки элементов зародышевого мешка у изученных видов крестоцветных формируется анакампилотропная семяпочка (Родионова, 1967, 1971). После оплодотворения изгибание тела семяпочки усиливается и вскоре, еще до деления зиготы, она становится амфитропной или, согласно классификации Бокэ (1959), анаамфитропной.

Зародышевый мешок всех исследованных крестоцветных, кроме *Heliophila*, к началу развития зародыша имеет U-образную форму и разделен на микропилярную и халазальную части выростом (то, что Бокэ в работе 1959 г. называет «базальным телом»); этот вырост образуется со стороны семяножки сложенными пополам интегументами, при этом внутренний интегумент значительно разрастается.

При изучении сравнительной эмбриологии различных представителей крестоцветных было обнаружено необычное для этого семейства развитие семяпочки у *Heliophila amplexicaulis*. Развитие же внутреннего интегумента у этого вида оказалось уникальным не только для крестоцветных, но и среди покрытосемянных. Результатам проведенного исследования посвящена настоящая работа.

Heliophila — южноафриканский род, включающий около 100 видов, с довольно ограниченным распространением. *Heliophila* относится к трибе *Heliophileae*, которая по Шульцу (Schulz, 1936, цит. по: Engler, 1936) включает всего 4 рода и рассматривается как одна из древних триб семейства. Янхен (Janchen, 1942, цит. по: Engler, 1964), напротив, рассматривает ее как более продвинутую трибу, стоящую в семействе особняком.

В завязи *Heliophila amplexicaulis* развиваются обычно 10—15 семяпочек. Семяпочка закладывается в виде небольшого бугорка на плаценте. Довольно рано становится заметным изгиб семяножки и семяпочка начинает расти под углом к плаценте (рис. 1, *а*). На ранних стадиях семяпочка *Heliophila* развивается так же, как у всех изученных крестоцветных, подобно тому, как это описано для *Biscutella* (Bocquet, 1959) или для *Hesperis* (Родионова, 1971).

Первым, как и у всех крестоцветных, появляется валик внутреннего интегумента, наружный интегумент закладывается позже, однако, начав развиваться, он обгоняет в своем развитии внутренний.

К началу профазы материнской клетки макроспор наружный интегумент со стороны, противоположной семяножке, огибает вершину нуцеллуса, а внутренний едва достигает вершины последнего (рис. 1, *б*).

С развитием семяпочки происходит удлинение фуникулюса и все более сильное изгибание его под халазой. Подобно тому, как это описывает Бокэ (1959) для крестоцветных, на ранних стадиях развития семяпочка анатропная с изогнутым фуникулюсом. Нуцеллус вначале прямой и ось его параллельна оси семяножки (рис. 1, *б*). Нуцеллус начинает изгибаться с началом развития женского гематофита (рис. 1, *в*); в течение развития зародышевого мешка искривление нуцеллуса усиливается. Во время двух первых делений в развивающемся зародышевом мешке интегументы окончательно смыкаются над вершиной нуцеллуса (рис. 1, *г*). Ко времени окончательной дифференцировки элементов зародышевого мешка и к моменту распускания цветка у *Heliophila*, как и у других крестоцветных, формируется анакампилотропная семяпочка с небольшим изогнутым нуцеллусом, который уже наполовину разрушен зародышевым мешком

(рис. 1, *д*). Наружный интегумент на этой стадии двух-трехслойный, а внутренний трех-четырехслойный. Проводящий пучок проходит через всю халазу, представленную группой мелких клеток. Микропиле сложное, такого же строения, как у других описанных крестоцветных (Родионова, 1967, 1971).

После распускания цветка и опыления, когда в тканях пестика растут пыльцевые трубки, семяпочка заметно изменяется (рис. 1, *д—е*). Изгиб нуцеллуса увеличивается, апикальная часть его целиком разрушается; вследствие этого зародышевый мешок на данной стадии развития граничит микропилярным концом и боковыми сторонами с внутренним интегументом, а антиподальным концом — с остатком нуцеллуса (рис. 1, *е*). В это же время, с момента распускания цветка, начинается интенсивное разрастание интегументов, которое еще более усиливается после оплодотворения. При этом наружный интегумент почти не разрастается в толщину, что обычно для крестоцветных; он остается трехслойным или четырехслойным (в базальной части семяпочки).

Разрастание семяпочки происходит главным образом за счет мощного развития внутреннего интегумента, происходящего у *Heliophila amplexicaulis* довольно своеобразным способом; в результате разрастания внутренний интегумент приобретает структуру, не описанную ранее ни у крестоцветных, ни у родственных с ним семейств.

Закладывается внутренний интегумент как двуслойное образование; во время развития женского гаметофита (рис. 1, *г*, *д*) происходит увеличение числа его слоев до 3—4.

Ко времени оплодотворения внутренний интегумент становится четырех-пятислойным на выпуклой стороне семяпочки, а со стороны семяножки, под изгибом нуцеллуса, число слоев его увеличивается до шести—девяти (рис. 1, $е—е_1$). С этого времени разрастание внутреннего интегумента происходит главным образом за счет роста клеток, особенно в его внутренней части, прилегающей к остатку нуцеллуса и зародышевому мешку, при незначительном увеличении числа слоев клеток в его наружной части. На этой стадии, представленной на рис. 1, $е_1$ (рис. 1, *е* — та же стадия, но менее подробно), внутренний интегумент, находящийся под остатком изогнутого нуцеллуса, состоит из крупных вакуолизированных клеток (за исключением мелкоклеточного наружного эпидермиса), причем их размеры и степень вакуолизации возрастают по направлению к зародышевому мешку и остатку нуцеллуса. На выпуклой стороне семяпочки из 4—5 слоев внутреннего интегумента только самый внутренний представлен крупными вакуолизированными клетками.

У всех исследованных нами ранее крестоцветных разрастание внутреннего интегумента в толщину происходит в основном в микропилярной и боковых частях семяпочки. В базальной же части семяпочки некоторое время сохраняется остаток нуцеллуса; позднее он разрушается и вытесняется зародышевым мешком, так что халазальное скопление ядерного эндосперма граничит вначале с оставшимися клетками нуцеллуса, а позже, по мере их разрушения, — с халазальной частью семяпочки, где через немногочисленные клеточные слои видна халаза.

У *H. amplexicaulis* разрастание внутреннего интегумента в толщину происходит не только в боковых частях семяпочки, но и в ее базальной части. Вследствие этого ко времени оплодотворения между остатком нуцеллуса в халазальной части семяпочки и халазой находится довольно большой участок ткани, представленный крупными вакуолизированными клетками с крупными ядрами и ядрышками, подобными клеткам внутренних слоев внутреннего интегумента (рис. 1, $е_1$). В дальнейшем этот участок становится еще более мощным. Описывая способ разрастания внутреннего интегумента, мы будем называть этот участок базальным (не следует путать с «базальным телом» по Бокэ, 1959).

Быстрый рост клеток внутреннего интегумента не сопровождается вначале делением ядер. Размеры их увеличиваются с возрастанием размеров клетки, так что сохраняется определенное соотношение между мас-

сой ядра (Mn) и массой цитоплазмы (Mc) клеток — ядерно-плазменное отношение Mn/Mc. При увеличении первой величины вторая должна также увеличиться, а нарушение этого соотношения действует, по-видимому, как стимул деления (Робертис и др., 1962). В разрастающихся клетках внутреннего интегумента вакуолизация быстро возрастает. Вероятно, увеличение массы цитоплазмы отстает от роста клеток. Ядра их делятся, когда вакуолизация клеток значительно возрастает; возможно, что в это

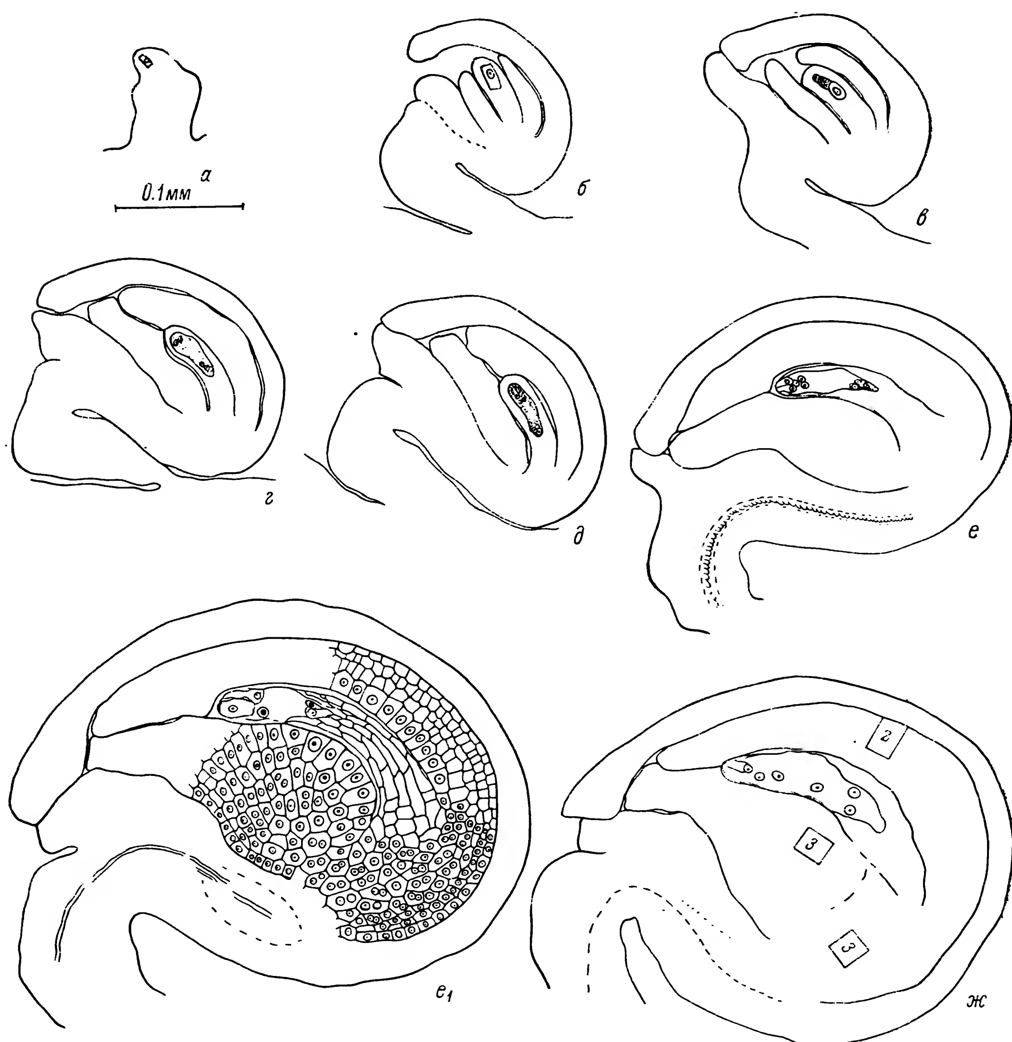


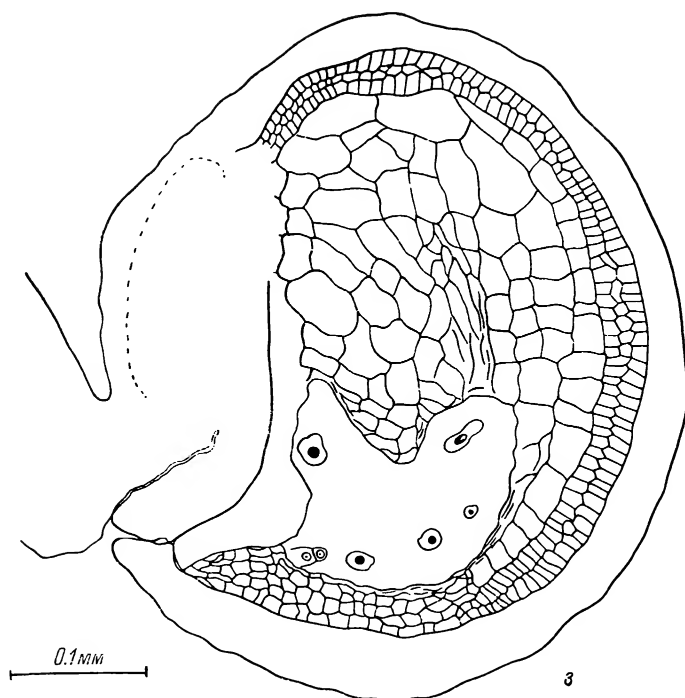
Рис. 1. Развитие семяпочки *Heliophila amplexicaulis* L.

а—е, e_1 — развитие семяпочки до оплодотворения (объяснения в тексте); *ж* — семяпочка после оплодотворения в начале развития нуклеарного эндосперма; *цифрами 2* и *3* обозначены участки, которым соответствуют рис. 2 и 3;

время происходит нарушение ядерно-плазменного отношения. Деление ядра в разрастающихся клетках не сопровождается заложением клеточной перегородки, так что они становятся двухъядерными.

Раньше всего, еще до оплодотворения, такие деления происходят в базальной части семяпочки и в клетках внутреннего интегумента, расположенных со стороны семяножки под изгибом остатка нуцеллуса. На рис. 1, e_1 в этих местах семяпочки видны первые двухъядерные клетки.

После оплодотворения разрастание внутреннего интегумента становится более интенсивным и происходит таким же способом. Число слоев клеток внутреннего интегумента почти не увеличивается. Утолщение



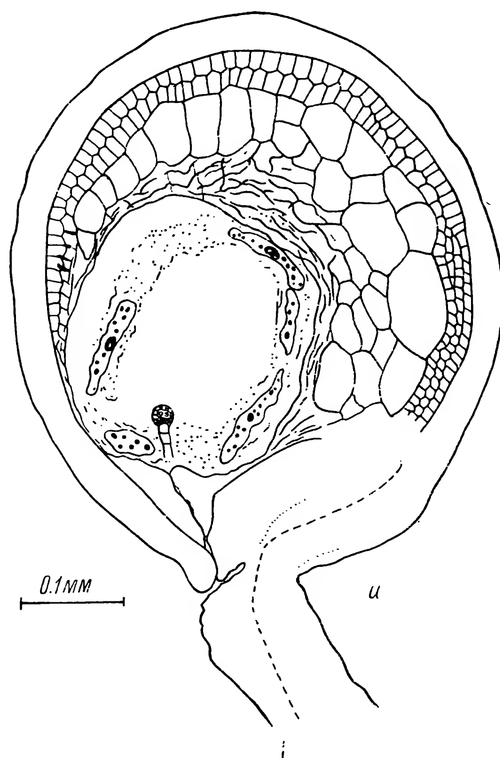


Рис. 1 (*продолжение*).

з — семяпочка ко времени образования двуклеточного предзародыша (объяснения в тексте); *и* — семяпочка на стадии многоклеточного зародыша, в котором произошло отделение инициалей дерматогена

этого интегумента происходит за счет энергичного роста клеток его внутренних слоев, тогда как 2 (а в некоторых местах 3) наружных слоя непрерывно делятся, но только антиклинально.

В разрастающихся крупных клетках интегумента происходят ядерные деления, по-прежнему не сопровождающиеся заложением клеточных

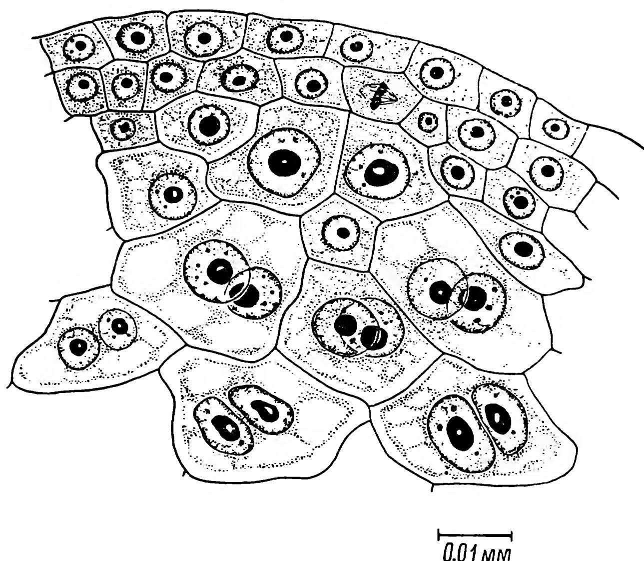


Рис. 2. Радиальный срез части внутреннего интегумента на выпуклой стороне семяпочки вскоре после оплодотворения.

стенок. Еще до деления зиготы, когда уже образовались 4—8 ядер эндосперма (рис. 1, *ж*), все крупные клетки внутренних слоев внутреннего интегумента становятся двухъядерными (рис. 2), а большинство клеток в базальной части семяпочки под зародышевым мешком и остатком нуцеллуса — четырехъядерными (рис. 3). На рис. 1, *ж* обозначены места, которые соответствуют рис. 2 и рис. 3.

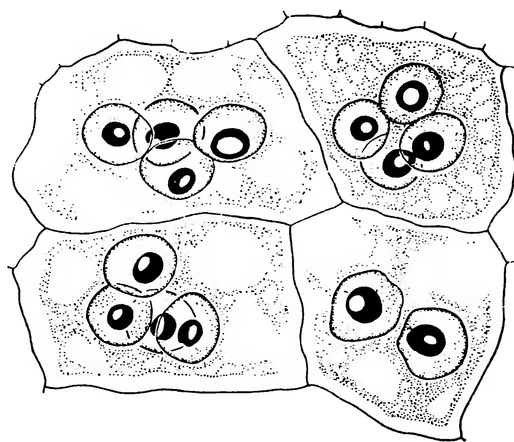


Рис. 3. Двухъядерные и четырехъядерные клетки внутреннего интегумента со стороны семяножки вскоре после оплодотворения.

Развитие разрастающихся клеток внутреннего интегумента *H. amplexicaulis* подчиняется закономерностям, свойственным любым ценоцитным образованиям (Яковлев, 1951, 1965; Яковлев и Иоффе, 1961; Герасимова-Навашина, 1954). Для этих образований характерен рост до размеров, во много раз превышающих размеры исходной материнской клетки и синхронное деление ядер. Поэтому с каждым последующим делением число ядер в клетках возрастает вдвое. Такая крупная многоядерная клетка внутреннего интегумента с синхронно делящимися ядрами представлена на рис. 4 *(см. вкл. в конце номера)*.

Возникающие ядра в клетке равномерно распределяются в массе цитоплазмы, при этом вначале между сопроизводными ядрами сохраняются остатки фрагмопластов, а затем появляется вакуоль, которая препятствует заложению клеточной стенки.

С увеличением размеров клетки и числа ядер синхронность деления сохраняется, а если и происходит нарушение синхронности, то деления идут не беспорядочно, а распространяются волнообазно, как это свойственно любой ценоцитной структуре. Наиболее крупные клетки, в которых образуется несколько десятков ядер, расположены в базальной части семяпочки на границе с наружными мелкоклетными слоями внутреннего интегумента. Подобные клетки показаны на рис. 1, з—*и* (наиболее крупные клетки) и на рис. 5 (*см. вкл.*), где представлен продольно-осевой разрез семяпочки и видна структура интегументов (в то время когда в многоклеточном развивающемся зародыше уже отделились инициали дерматогена).

По направлению к зародышевому мешку размеры клеток внутреннего интегумента и число ядер в них уменьшаются. Очевидно, здесь сказывается близость зародышевого мешка. Под влиянием его ферментативной деятельности клетки, окружающие зародышевый мешок, быстрее подвергаются распаду, а продукты их ассимилируются.

Нуцеллус разрушается полностью и вытесняется уже ко времени деления зиготы, так что развитие зародыша и эндосперма идет за счет окружающих тканей внутреннего интегумента. При этом деструктивные изменения начинаются с содержимого клеток внутреннего интегумента. В клетках прекращается митотическая активность ядер, которые располагаются теперь беспорядочно. Вскоре ядра теряют определенную структуру и начинают сильно окрашиваться; в это время они представляют собой как бы сгустки ядерного вещества, затем бледнеют и исчезают, как и цитоплазма клетки. Остаются пустые клетки, оболочки которых позже сплющиваются и также подвергаются распаду. Все увеличивающаяся полость зародышевого мешка оказывается окруженной остатками сплющенных клеточных стенок, за которыми находятся пустые и опорожняющиеся клетки внутреннего интегумента (рис. 1, *и*, рис. 5).

В связи с ранним разрушением нуцеллуса полость зародышевого мешка оказывается довольно рано окруженной со всех сторон тканью внутреннего интегумента, причем именно со всех сторон, так как в отличие от других крестоцветных разрастание внутреннего интегумента у *H. amplexicaulis* наиболее значительно в его базальной части и бывший антиподальным конец зародышевого мешка (антиподы рано исчезают) также граничит с тканью внутреннего интегумента (а не с остатками нуцеллуса или с халазой, как у ранее изученных крестоцветных).

Увеличение полости зародышевого мешка *H. amplexicaulis* L. происходит за счет разрушения окружающих тканей внутреннего интегумента; быстрее всего этот процесс идет в направлении халазы, так что вначале здесь образуется как бы «отросток» зародышевого мешка, подобный эндоспермальной гаустории (рис. 1, з). В дальнейшем очертания полости зародышевого мешка выравниваются.

Ко времени дифференцировки бугорков семядолей у зародыша внутренний интегумент в халазальной части семяпочки вытесняется полностью, так что нуклеарный эндосперм граничит здесь непосредственно с частью наружного интегумента и с халазой. Строение семяпочки на этой стадии развития представлено схематично на рис. 6.

В остальных частях семяпочки от внутреннего интегумента остаются только 2—3 наружных мелкоклеточных слоя, а все крупные клетки разрушаются и вытесняются развивающимся нуклеарным эндоспермом. Полость зародышевого мешка расширяется до границ этих наружных мелкоклеточных слоев, которые сохраняются и в зрелом семени, принимая участие в образовании семенной оболочки *H. amplexicaulis*.

Таким образом, в семяпочке *H. amplexicaulis* нет выроста со стороны семяножки («базального тела»), образованного сложенными пополам интегументами, как у ранее описанных крестоцветных (Bocquet, 1959). Зародышевый мешок *Heliophila* не изогнут подковообразно как в амфитропных семяпочках других крестоцветных после оплодотворения.

Как объяснить своеобразное развитие и строение внутреннего интегумента семяпочки *Heliophila*? Многоядерное состояние клеток характерно

для многих низших организмов — водорослей, грибов. У многоклеточных высокодифференцированных организмов «. . . ценоцитные структуры сохранились лишь на определенных этапах онтогенеза и то далеко не во всех классах высших растений» (Яковлев, 1965 : 138).

У покрытосемянных ценоцитная фаза наблюдается при развитии зародышевых мешков, эндосперма, тапетума пыльников, подвесков зародышей. Благодаря исследованиям М. С. Яковлева (1951) и М. С. Яковлева и М. Д. Иоффе (1957, 1961) на примере пеонов была впервые выявлена ценоцитная фаза в развитии зародыша у покрытосемянных.

У *H. amplexicaulis* ценоцитная фаза связана с покровами семяпочки, причем здесь, как и в случае зародышевого мешка, эндосперма и зародыша,

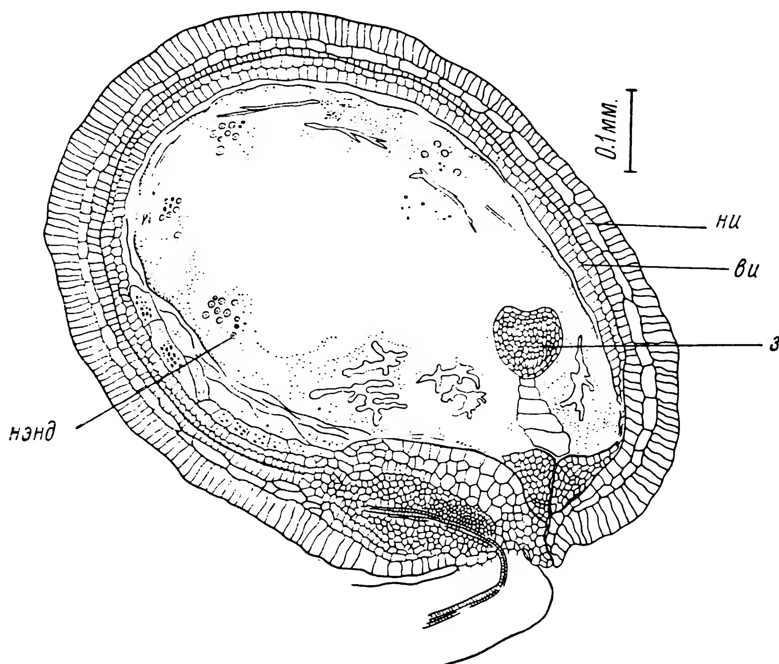


Рис. 6. Семяпочка *Heliophila amplexicaulis* L. на стадии дифференцировки бугорков семядолей зародыша.

ни — наружный трехслойный интегумент; *ви* — два наружных мелкоклеточных слоя внутреннего интегумента; *з* — зародыш с пятиклеточным подвеском; *нэнд* — нуклеарный эндосперм.

она является временной; многоядерные клетки внутреннего интегумента *Heliophila*, подобно многим ценоцитным клеткам покрытосемянных, не способны к дифференцировкам, им присуща трофическая функция.

Образование крупных многоядерных клеток при развитии внутреннего интегумента *Heliophila* вряд ли можно рассматривать как древний признак в сем. крестоцветных. Более вероятно, что ценоцитное состояние клеток и способ развития внутреннего интегумента у *Heliophila* являются вторичными. Возможно, что какие-то особые условия роста и обмена веществ во время разрастания клеток вызвали их переход в свободноядерное состояние. Как мы видели, ценоцитные клетки возникают в первую очередь в базальной части семяпочки, на пути передвижения питательных веществ из халазы к развивающемуся зародышевому мешку.

Как следует из данных о *Heliophila*, ценоцитное состояние клеток у покрытосемянных встречается не только при развитии тапетума пыльников, зародышевого мешка, эндосперма и зародыша, но и в покровах макроспорангия.

Специфические черты эмбриологического развития *Heliophila*, его отличия от развития других крестоцветных, подтверждают мнение об обособленном положении трибы *Heliophileae* в системе семейства, приводимой Янхеном (1942).

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных. Бот. ж., 39, 5. — Робертис Е., В. Новинский и Ф. Саэс. (1962). Общая цитология. — Родионова Г. Б. (1967). Сравнительно-эмбриологическое исследование сем. крестоцветных (*Cruciferae* Juss.). Автоpефер. канд. диссерт. — Родионова Г. Б. (1971). Эмбриологическое исследование *Hesperis steveniana* DC. В сб.: Морфология цветковых растений. — Яковлев М. С. (1951). О единстве эмбриогенеза покрытосеменных и голосеменных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, морфология и анатомия растений, 2. — Яковлев М. С. (1965). Ценоцитные структуры. В кн. Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Яковлев М. С. и М. Д. Иоффе. (1957). Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* L. Бот. ж., 42, 10. — Яковлев М. С. и М. Д. Иоффе. (1961). Дальнейшее изучение нового типа эмбриогенеза покрытосеменных. Бот. ж., 46, 10. — Bocquet G. (1959). The campylotropous ovule. Phytomorphology, 9, 3. — Engler A. (1936). Die natürlichen Pflanzenfamilien, 17 b. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien. 2. — Netolitzky F. (1926). Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. Pflanzenanatomie. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Sulbha K. (1957). Embryology of *Brassica juncea* Czern. and Coss. J. Ind. Bot. Soc., 36, 3. — Thompson R. C. (1933). A morphological study of flower and development in cabbage. J. Agricult. Research, 47, 4. — Vandendries R. (1909). Contribution à l'histoire du développement des Crucifères. I. Cellule, 25, 2.

Московский государственный университет.

(Получено 28 VIII 1970).

УДК 581.4.004.68 : 582.99-

Е. Е. Тамразян

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОЛУЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ У *RUDBECKIA* L. ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ХИМИЧЕСКИМИ МУТАГЕНАМИ

С 3 рисунками

E. E. TAMRAZYAN. EXPERIMENTAL OBTAINING OF CHANGES IN *RUDBECKIA* L. AFTER TREATMENT WITH CHEMICAL MUTAGENS

Под влиянием химических мутагенов у *Rudbeckia hirta* L. и *R. amplexicaule* L. наблюдалась изменчивость вегетационного периода, общего габитуса, формы и диаметра соцветий, формы листьев и стебля, окраски язычковых цветков и т. д. Одновременно происходили изменения анатомического строения растений; наблюдалось увеличение числа и величины проводящих пучков, а также площади всей проводящей системы, образование сплошного камбиального слоя, увеличение числа устьиц (на единицу площади нижней поверхности листа) и их размеров; сильно возрастала извилистость стенок клеток эпидермиса.

Химические мутагены стимулировали деятельность конуса нарастания, что приводило к сильному увеличению числа цветоносных побегов. Часто нарушался ритм их закладки, в результате чего возникали фасциации.

Большинство указанных изменений, в том числе и фасциаций, полученных под влиянием химических мутагенов, сохранилось в последующих поколениях как при вегетативном, так и при семенном размножении. Полученные формы могут служить исходным материалом для селекции.

Ряд исследователей, в частности В. Л. Комаров (1938), придает определенное значение возникновению терат в формообразовании у культурных растений. При этом предполагается, что те или иные уклонения в структуре растительных организмов (в том числе и аномальные), закрепляемые отбором, могут стать основой образования новых сортов растений.

Ал. А. Федоров (1958) приводит обстоятельные данные по тератологии растений. Он пишет: «Аномальные уклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в сравнительно-морфолого-эволюционном плане, помогают понять пути возникновения тех или иных структурных особенностей растений в процессе эволюции».

Большую роль в эволюции культурных растений П. М. Жуковский (1964) отводит таким отклонениям нормы, как фасциация.

В литературе имеется много данных о том, что изменение растений, в частности сельскохозяйственных, можно вызвать физическими и химическими факторами. Исходя из этого, с 1964 по 1967 г. нами проводились опыты с декоративными растениями — видами *Rudbeckia* L. для выяснения степени изменчивости их анатомических и морфологических структур под влиянием химических мутагенов: этиленимина (ЭИ), диэтильсульфата (ДЭС) и колхицина.

В качестве материала в эксперименте были использованы *R. hirta* L. (многолетник) и *R. amplexicaule* L. (условный однолетник), принадлежащие к сем. *Asteraceae*.

Методика исследований

При постановке опытов мы обрабатывали сухие семена водными растворами вышеуказанных мутагенов, так как этот метод наиболее эффективен для быстро прорастающих семян.

На изучаемых растениях химические мутагены ЭИ и ДЭС применялись впервые, поэтому предварительно были установлены оптимальные концентрации (не вызывающие летального действия). С этой целью семена обрабатывали растворами мутагенов разных концентраций в различное время. По всхожести семян (70—80%) устанавливалась оптимальная концентрация. В наших опытах были следующие варианты (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Варианты опытов по обработке растений двух видов *Rudbeckia* мутагенами

Мутагены	Концентрация (в %)	Экспозиция (часы)
ЭИ . . .	0.25; 0.1; 0.001	24
ДЭС . . .	0.5; 0.25; 0.1; 0.01	24
Колхицин	0.1; 0.05; 0.01	4, 6, 12, 24, 48

Семена, обработанные растворами мутагенов указанных концентраций, тщательно промывали проточной водой и высевали в полутеплые парники. Затем рассаду переносили в открытый грунт.

Результаты исследований

Наблюдения проводились с момента высадки распикированных растений в грунт. В этот период растения, обработанные ЭИ и ДЭС, внешне мало отличались друг от друга: они имели в среднем по 5—6 листьев. По сравнению с контролем некоторые отличия были установлены у растений, обработанных колхицином.

В открытый грунт высаживались все растения, полученные из обработанных колхицином семян (без предварительной выборки предполагаемых полиплоидных форм), так как перед нами стояла задача выяснить действие на *Rudbeckia* колхицина, не только как полиплоидизирующего вещества, но и как мутагена.

После высадки в открытый грунт ежедекадно проводились фенологические наблюдения. Растения, обработанные мутагенами в разных концентрациях, в первый же год обнаружили отличия от контрольных по морфологическим особенностям стеблей и листьев, темпам роста, срокам начала бутонизации и цветения, по продолжительности цветения, а также по форме, размерам и окраске цветков и соцветий.

В первый же год после воздействия у *R. hirta* и *R. amplexicaule* появились растения с уплощенными стеблями.

Одной из наиболее часто встречаемых форм изменчивости, возникающей под влиянием изученных нами химических мутагенов, является фасциация. Фасциация большей частью охватывает весь побег, проявляясь в изменении формы и анатомического строения стебля, в нарушении листорасположения, размера и формы соцветий. На нашем материале мы наблюдали все известные формы фасциации: лентовидную, кольцевидную, радиальную.

Фасциация осевых органов (стебля и соцветия), видимо, объясняется тем, что химические мутагены нарушают нормальный ритм деления клеток и заложения органов в конусе нарастания. В табл. 2 и 3 показаны изменения структуры стебля у *R. hirta* под влиянием мутагенов. В первый год воздействия мутагенов число уклоняющихся растений не превышало 25% при обработке колхицином, 8.3% при обработке этиленимином и 16.6% при воздействии диэтилсульфата; на второй год число изменившихся растений достигало 47—100%.

ТАБЛИЦА 2

Изменение стебля и соцветий у *Rudbeckia hirta* L. под влиянием этиленимина (ЭИ) и диэтилсульфата (ДЭС) (длительность обработки 24 часа)

Концентрация мутагенов (в %)	Количество измененных растений (в %)					
	M_1 (1964—1965 гг.)		M_2 (1965—1966 гг.)		M_3 (1966—1967 гг.)	
	1-й год	2-й год	1-й год	2-й год	1-й год	2-й год
Контроль	0	3.0±3.7	0	2.0±2.9	0	0
ЭИ 0.001	8.3±6.5	47.0±6.3	25.0±6.9	33.3±5.6	—	—
ЭИ 0.01	8.0±4.1	71.2±5.4	33.0±8.6	38.0±10.6	8.0±5.2	16.0±8.4
ДЭС 0.01	13.0±5.2	80.0±7.5	—	—	—	—
ДЭС 0.1	16.6±7.36	67.0±9.2	18.2±4.6	36.0±5.7	14.0±7.4	39.0±14.6
ДЭС 0.25	12.0±4.7	67.0±7.4	9.0±3.2	30.0±5.0	20.0±6.0	43.0±8.7
ДЭС 0.5	13.0±5.6	100	—	—	—	—

Примечание. М — потомство растений, полученных из семян, обработанных мутагенами. Индексы 1, 2 и 3 при букве М показывают соответствующее поколение.

На рис. 1 показаны побеги рудбекии, которые, очевидно, возникли в результате нарушения нормального роста стеблей и соцветий. Плоские или лентовидные образования, достигающие 12—15 см ширины, явились результатом воздействия мутагенов. Наибольшее изменение стебля и соцветий вызвали диэтилсульфат в концентрациях 0.01 и 0.5% и колхицин — в самой низкой концентрации, но при более продолжительном воздействии — в течение 12, 24 и 48 часов (см. табл. 2 и 3).

Фенологические наблюдения показали, что фасциированные побеги характеризуются не только нарушением нормального строения, но и изменением ритма развития. Так, например, у всех уплощенных побегов бутонизация начинается на 15—20 дней раньше, чем у исходных форм, а зацветают они на 10—15 дней позже. Цветение продолжается до первых заморозков. Сезонные процессы жизнедеятельности у измененных форм более продолжительны. В период цветения на фасциированных побегах наблюдается непрерывное образование новых цветоносных побегов и обильное листообразование, в связи с чем возникают новые проводящие пучки в центральном цилиндре (рис. 2).

Сравнительноанатомическое изучение стебля и нижнего эпидермиса листа, измененных мутагенами, и контрольных растений проводилось в некоторых вариантах опыта. Растения, у которых обнаружены морфологические отклонения от исходных форм, изменили и свою анатомическую

ТАБЛИЦА 3

Изменение стебля и соцветий у *Rudbeckia hirta* L. под влиянием колхицина

Концентрация мутагена (в %)	Длительность обработки (в часах)	Количество измененных растений (в %)					
		C_0 (1964—1965 гг.)		C_1 (1965—1966 гг.)		C_2 (1966—1967 гг.)	
		1-й год	2-й год	1-й год	2-й год	1-й год	2-й год
Контроль		0	0	0	0	0	0
0.1	4	10.0±1.53	75.0±1.6	15.8±8.36	23.6±10.3	14.3±7.6	45.0±9.2
0.05		8.3±1.57	55.5±1.8	25.0±5.3	42.1±1.6	—	—
0.1	6	9.3±8.09	72.4±3.5	0.0	16.7±5.2	—	—
0.05		9.0±6.45	50.0±4.8	0.0	0.0	0.0	37.5±7.1
0.01	12	9.1±8.95	80.0±3.6	26.7±8.1	28.5±9.8	20.0±7.9	14.3±9.3
0.05		16.0±8.58	84.4±7.2	21.4±7.1	37.5±2.2	14.7±6.1	13.3±6.2
0.01	24	23.7±3.31	84.6±6.3	18.7±9.15	35.7±2.8	—	—
0.05		—	—	—	—	—	—
0.01	48	25.0±3.11	83.2±5.4	42.8±1.4	—	—	—
0.05		—	—	27.3±3.8	37.5±7.3	—	—

Примечание. C_0, C_1, C_2 соответственно первое, второе и третье поколения растений, полученных из семян, обработанных колхицином.

структуру. Приведем некоторые примеры: под воздействием ДЭС в концентрации 0.01% образовался более широкий камбиальный слой, чем у исходной формы (рис. 2, *б*, *г*), при обработке 0.1%-м раствором колхицина (экспозиция 6 часов) наблюдается образование камбиального слоя в виде сплошного кольца (рис. 2, *в*).

На рис. 2 (*б*, *в*) видно также более компактное расположение проводящих пучков в центральном цилиндре у фасциированных растений.

Под воздействием мутагенов почти во всех концентрациях появлялись растения, у которых происходило разрастание сердцевинной паренхимы (рис. 2, *д*). Частыми были случаи увеличения числа проводящих пучков

ТАБЛИЦА 4

Изменение соцветий *Rudbeckia hirta* L. под влиянием этиленимина, диэтилсульфата и колхицина (2-й год жизни; поколения M_2 и C_1)

Мутагены	Экспозиция в часах	Концентрация (в %)	Количество изученных соцветий	Количество измененных соцветий (в %)
Контроль	—	—	281	—
ЭИ	24	0.01	254	3.5±1.15
ДЭС	24	0.01	585	4.3±1.05
	24	0.1	709	6.0±0.37
	24	0.25	994	8.0±0.12
	24	0.5	348	11.7±1.71
Колхицин	4	0.05	1107	2.4±0.12
		0.1	1049	4.8±2.0
	6	0.05	250	5.4±1.43
		0.1	833	9.9±2.03
	12	0.5	1219	5.6±0.19
		0.1	467	8.4±1.28
	24	0.01	924	11.3±1.10
	48	0.01	695	8.8±1.36

у измененных мутагенами растений как в уплощенных, так и в неуплощенных стеблях.

В неуплощенных стеблях число пучков достигало 60—70 и более, в уплощенных (рис. 2, *ж*, *з*) — 93—215, тогда как в контроле число проводящих пучков в среднем составляло 25—35.

Большие изменения происходили и в клетках нижнего эпидермиса листа. Под воздействием мутагенов в различных концентрациях происхо-



Рис. 1. Влияние химических мутагенов на стебли и соцветия рудбекии.

а — *Rudbeckia amplexicaule* L., фасциированные цветоносные побеги (обработка 0.01%-м раствором этиленимина в течение 24 часов); *б* — *R. hirta* L., часть растения с измененными побегами и соцветиями и нормальными (обработка 0.5%-м раствором диэтилсульфата в течение 24 часов); *в* — *R. hirta* L., фасциация (обработка 0.01%-м раствором колхицина в течение 24 часов).

дили изменения числа устьиц на единицу площади и их размеров; возрастала извилистость стенок клеток эпидермиса (рис. 3).

Особый интерес представляют некоторые изменения строения корзинок *R. hirta* и *R amplexicaule*. Отмечена пролификация цветков и соцветий. Часто изменения проявлялись в утрате язычковых цветков или в формировании вместо них нескольких рядов трубчатых цветков или же целых соцветий.

В табл. 4 приведены данные об изменении соцветий под влиянием мутагенов на втором году вегетации.

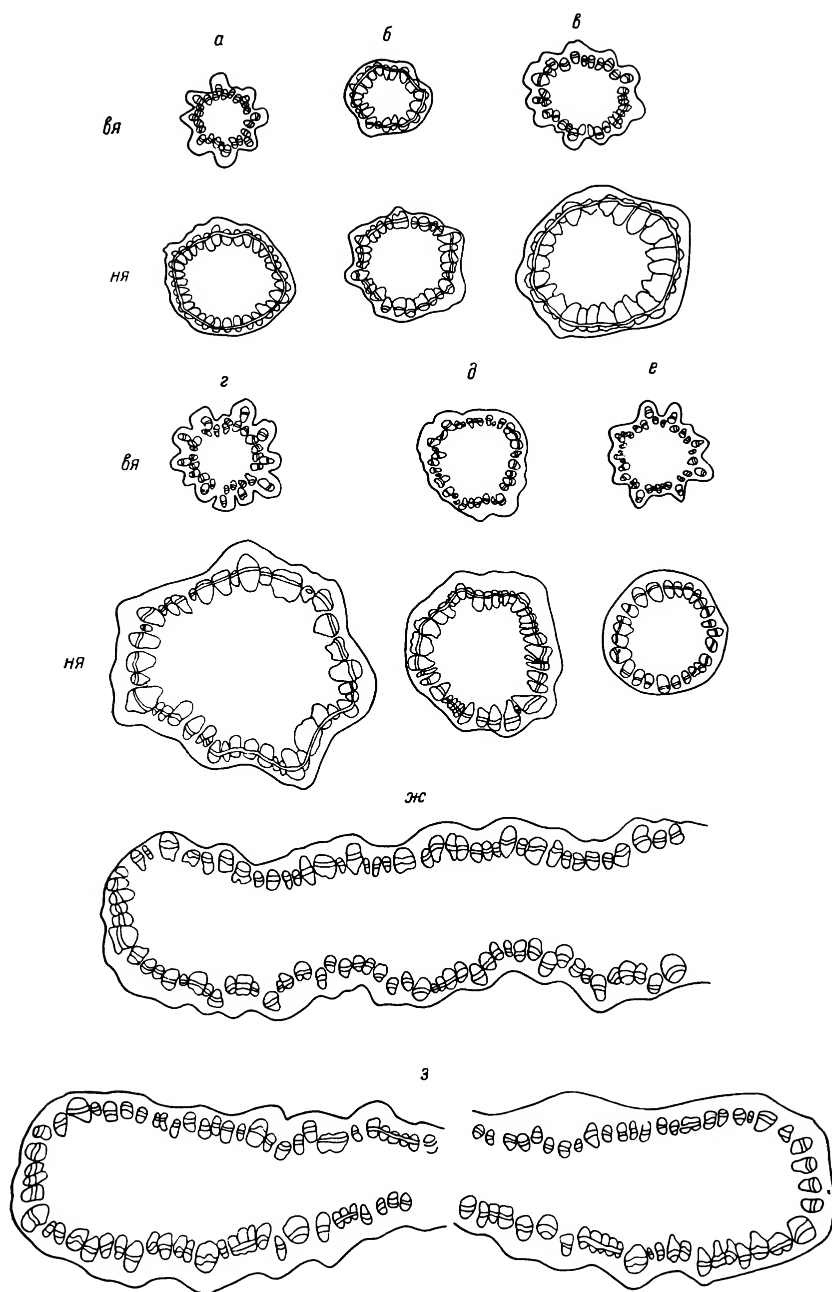


Рис. 2. Изменение анатомического строения стеблей растений рудбекии, обработанных химическими мутагенами.

вя — поперечные срезы в верхних ярусах; *ня* —то же в нижних ярусах; *концентрация* растворов мутагенов в процентах, время обработки (экспозиция) в часах. *а* — контроль; *б* — ДЭС, 0.01%, 24 часа; *в* — колхицин, 0.1%, 6 часов; *г* — колхицин, 0.01%, 48 часов; *д* — колхицин, 0.05%, 12 часов; *е* — ЭИ, 0.01%, 24 часа; *ж* — колхицин, 0.01%, 24 часа; *з*— ДЭС, 0.01%, 24 часа.

Анализ измененных и неизмененных соцветий показывает, что при воздействии ЭИ, ДЭС и колхицина в более высокой концентрации (не выходящей за пределы установленного нами оптимума) повышается число соцветий измененной формы. То же самое наблюдается и при минимальных концентрациях мутагена, но при увеличении экспозиции (опыт с колхи-

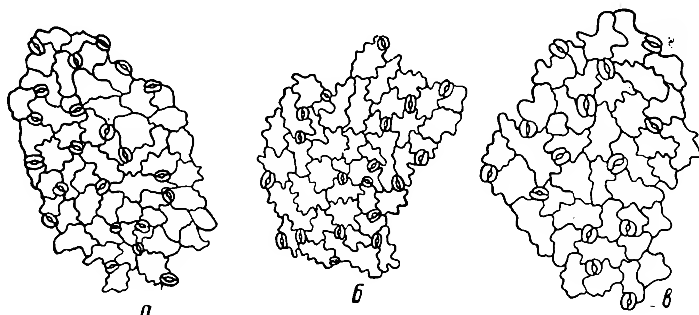


Рис. 3. Нижний эпидермис листа *Rudbeckia hirta* L.

а — контроль; *б* — обработка 0.01%-м раствором колхицина в течение 24 часов; *в* — обработка 0.1%-м раствором ДЭС в течение 24 часов.

цином). К числу наиболее интересных с точки зрения декоративности относятся изменения морфологии соцветий и окраски язычковых цветков.

R. amplexicaule в первый год цветения имела очень низкий процент измененных форм, во второй год вегетации число их сильно увеличилось. Эта изменчивость возрасла в последующих поколениях.

Наиболее стойким новым признаком была окраска язычковых цветков. Например, в первом поколении появились растения с красными язычковыми цветками. Эта окраска сохранилась в M_2 и C_1 при воздействии ЭИ (1.5%), ДЭС (11.5%) и колхицина (3.6%), а также в M_3 и C_2 (ЭИ — 8.9%, ДЭС — 14.5% и колхицина — 5.4%).

ЛИТЕРАТУРА

Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Комаров В. Л. (1938). Происхождение культурных растений. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. 10 Комаровск. чтения (9 дек. 1956).

Ереванский государственный университет.

(Получено 12 IV 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (479.2)

В. В. Петров. В мире субтропических растений. Изд. «Наука», М., 1971, 175 стр. с илл. Тираж 28 000 экз.

A. P. KHOKHRYAKOV. *V. V. PETROV.* IN THE WORLD OF SUBTROPICAL PLANTS. 1971

Книжка В. В. Петрова «В мире субтропических растений» посвящена Батумскому ботаническому саду. Первое впечатление от нее — чувство свежести, новизны. Даже зная все то, о чем пишет автор, читаешь ее с интересом, как бы встречаясь со старыми знакомыми. Причина этого в том, что книжка написана живым и образным языком, лишенным штампов или канцеляризмов.

Второе несомненное достоинство книжки в ее научной достоверности. Не только любители природы, но и ботаники, особенно начинающие, найдут в ней много интересного и поучительного. Влажные субтропики у нас представлены только узкой полосой вдоль черноморского побережья Кавказа (и чуть-чуть в районе Ленкорани) и лучше всего выражены именно в окрестностях Батуми. Не каждый имеет возможность посетить это место, а посетив, задержаться здесь надолго. Поэтому особую ценность приобретает то, что материал излагается не как литературная сводка, а как рассказ очевидца, так сказать «из первых рук». Впечатление у читателя такое, будто он сам побывал в Батуми вместе с автором. Невольно при этом вспоминаешь живые и образные описания тропиков А. Н. Краснова.

Жаль, что книга имеет небольшой объем. Замечательный растительный мир наших влажных субтропиков, право, заслуживает того, чтобы о нем написать гораздо больше. Особенно жаль, что очень мало сказано об аборигенной растительности. Следовало бы упомянуть обо всех вечнозеленых древесных и кустарниковых породах колхидского леса, а впечатление о вечнозелености подлеска от этого намного усилилось бы. Стоило бы остановиться на ежевиках. Ведь они очень распространены и имеют интересные особенности роста. Верхушки их ростовых побегов, обычно стелющихся по склонам и соседним более низким растениям, иногда по каким-то причинам приобретают положительную геотропическую реакцию и начинают расти вниз. Достигая почвы, они укореняются и дают один или несколько новых вертикальных побегов. Следовательно, эти побеги ведут себя как столоны, как усы травянистых растений. Описывая иглицу, надо было сказать, почему она так называется; в разделе о местных лианах необходимо было упомянуть о ломоносе; при изложении материала о листопадных кустарниках следовало бы рассказать о клекачке. Хотя бы пару слов надо было сказать о тиссе.

Кое-что можно было бы добавить и об экзотах, например о пролификации шишек у куннингамии, о сочных, ярко-красных «плодоножках» у подокарпусов, о цветении бамбуков (тем более, что оно происходило на глазах у автора). Про стробил саговника хорошо сказано, что он нохож на кочан; однако следовало бы добавить, что этот «кочан» очень колючий.

При перечислении зимнецветущих кустарников нельзя было не упомянуть о форзиции, пиерисе, лоропеталюме, вечнозеленых лианах — пассифлоре, стаунтонии.

Несколько раз Петров обращает внимание читателя на особенности распространения тех или иных растений, в частности — на североамериканско-восточноазиатскую дизъюнкцию. Однако следовало бы упомянуть и другие дизъюнкции, имеющие более прямое отношение к Кавказу — кавказско-восточноазиатскую (буки, грабы, падубы, эпимедиум и т. д.) и кавказско-средиземноморскую (лавровишня, понтийский рододендрон, филлирея и т. д.). С другой стороны, вряд ли надо было акцентировать внимание на наличии среди сложноцветных деревянистых растений. Ведь они (например, многие полыни) широко представлены в нашей флоре. И если уж об этом зашла речь, то нужно было бы сказать и о бакхарисе, тем более, что он совершенно одичал в Абхазии.

Такие дополнения и уточнения можно сделать ко многим местам книги Петрова. Однако автор был ограничен объемом и ему из обильного материала приходилось выбирать самое интересное. А это в основном дело вкуса.

В книге есть и некоторые недостатки. Один из них — повторение одних и тех же положений в разных местах. Так, говоря о подокарпусе, автор выражает удивление

по поводу отсутствия у него шишек. А затем об этом же явлении почти в тех же выражениях упоминается в разделе о гинкго и головчатом тиссе (цефалотаксусе). Большой раздел посвящен древесным однодольным и бамбукам. Говоря же о юкке, автор вновь удивляется тому, что это однодольное древесное. Рассказывая о кортадерии, автор вновь удивляется мощи злака (как будто только что не шла речь о бамбуках). В двух-трех местах книги повторяется одно и то же о хвоепадности и ветвепадности, о «линьке» коры. На стр. 132 Петров в разделе о дикорастущих травах рассказывает о заносном растении дюшении индийской. Описывая бобовые, кактусы и некоторые другие растения автор обращает внимание на сходство в строении их цветков и различия в строении тела, на большую важность генеративных органов для классификации растений, употребляя при этом выражение «внешность обманчива». А на стр. 144 это же выражение фигурирует при совершенно противоположных обстоятельствах.

Большое внимание автор уделяет естественному распространению экзотов самосевом, их одичанию. Это надо приветствовать. Однако досадно, что такой интересный материал оказывается распыленным по разным разделам. Было бы лучше свести его в одну главу. Тогда ярче выявилась бы закономерность, что в условиях влажных субтропиков легче дичают и распространяются растения из Юго-Восточной Азии и Северной Америки, а растения из сухого Средиземноморья, даже специально посаженные, страдают. Зато те же растения хорошо себя чувствуют в более сухих частях Кавказа — в Абхазии или восточном Закавказье. Основываясь на этом материале, можно было бы подробнее осветить теорию климатических аналогов, на которой основывал свою деятельность Краснов.

Петров уделяет много места вкладу, который внес Краснов в строительство Батумского ботанического сада и в интродукцию экзотов в Батумском крае. Однако при этом Краснов выглядит чистым практиком, тогда как на самом деле он был ученым, выдвигавшим и разрабатывавшим смелые и оригинальные теории, на которых и строил свою практическую деятельность.

Пожалуй, перечисленным и ограничиваются недочеты книжки Петрова. Они не умаляют главного — прекрасного описания растительного мира субтропиков. Характерные черты батумской природы — очень теплая зима, листопадность основных древесных пород, вечнозеленость подлеска, обильное зимнее цветение и вегетация, пышный весенний расцвет, экзотичная культурная флора — все это изложено автором ярко и выразительно. Заслуживает одобрения и художественное оформление книги — хорошее качество рисунков и фотографий.

В заключение хочется пожелать, чтобы примеру В. В. Петрова последовали другие ботаники. Ведь и в других наших ботанических садах, прежде всего южных, таких как Никитский, Тбилисский, Ташкентский, есть очень много интересного. Эти сады заслуживают того, чтобы о них написать научно-популярные книги.

А. П. Хохряков.

Институт биологических проблем Севера, г. Магадан.

(Получено 16 XI 1972).

УДК 019.941 : 082.2 : 582.2/.3 (575)

Биология, экология, география споровых растений Средней Азии. Изд. ФАН Узб. ССР, Ташкент, 1971, 335 стр.

SH. I. KOGAN. THE BIOLOGY, ECOLOGY AND GEOGRAPHY OF CRYPTOGAMOUS PLANTS OF THE MIDDLE ASIA. 1971

В рецензируемом сборнике опубликованы тезисы докладов IV конференции по споровым растениям республик Средней Азии и Казахстана, проходившей в Ташкенте 17--21 ноября 1970 г. В этом можно убедиться, если сравнить сборник с программой этой конференции, отпечатанной на ротапринте. Однако в краткой аннотации на обороте титульного листа сборника ничего об этом не сказано.

Одной из особенностей сборника является то, что наряду с тезисами докладов, зачитанных на конференции, в нем опубликованы тезисы, отсутствующие в упомянутой программе и не докладывавшиеся на конференции (А. Ельмуратов, А. Э. Эргашев : 7—8; Е. Рсымбетов, А. Э. Эргашев : 40—42; А. Э. Эргашев, Р. Ш. Шоякубов, Т. И. Мирсаидов : 60—63; А. Э. Эргашев : 52—56, 56—60, 63—64, 78—80 и др.). Другая особенность сборника: кроме тезисов, объемом от 0.5 до 3 стр., вперемежку с ними опубликовано несколько статей, объемом от 5—6 до 40 стр. Не станем перечислять названия статей, скажем только, что в разделе «альгология» таких статей 5, причем автором или соавтором их неизменно является А. Э. Эргашев. Исключение представляет только статья покойной С. М. Мамбеталиевой (стр. 16—20), в которой описываются новые диатомовые водоросли из оз. Иссык-Куль. Кстати, подобные материалы уместнее печатать в специальном издании «Новости систематики низших растений».

Такая практика, когда среди тезисов конференции публикуются пространные статьи местных авторов, едва ли заслуживает одобрения, так как многие иногородние

участники конференции также могли бы претендовать на более подробное изложение их материалов.

В нашу задачу не входит рецензирование содержания сборника в целом. Мы остановимся только на альгологической части, занимающей почти половину его объема (163 стр. из 335) и, в частности, на некоторых работах А. Э. Эргашева. Всего здесь опубликовано 12 статей этого автора (в соавторстве и самостоятельно) общим объемом 78 стр. Надо сказать, что анализировать его работы — труд весьма неблагодарный, так как, во-первых, почти к каждой его странице следовало бы писать несколько страниц комментариев (так много там ляпсусов и бездоказательных утверждений), а во-вторых, часто очень трудно уловить основную мысль автора (настолько «своеобразен» стиль изложения). Так, в статье «Некоторые особенности флоры водорослей прудов Средней Азии» (стр. 52—56 сборника) приводятся данные о числе видов и разновидностей водорослей, обнаруженных в разных «рыбхозах» и «прудхозах» (!). Сказано, что «состав водорослей большинства прудов Средней Азии сходен. Это связано с общностью климатических, гидрологических и геологических (?) условий исследуемого района. Идентичность (?) альгофлоры прудов объясняется также наличием общих видов и разновидностей в фитопланктоне и фитобентосе» (стр. 53). В качестве примеров общих видов приводятся *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Scenedesmus bijugatus*, *Sc. quadricauda* и многие другие космополитные виды, обычные в водоемах почти любой части света. В следующем абзаце (стр. 54) также говорится об общности. «Общность некоторых видов водорослей для прудов в разных районах Средней Азии обусловлена их широким экологическим приспособлением и географическим диапазоном (подчеркнуто всюду нами, — *Ш. К.*) и, главное, наличием сходных условий среды в прудах (объем, площадь, глубина, температура, прозрачность, солевой состав, удобряемость и т. д.). Но уже в следующем абзаце сказано: «Существенные отличия имеются и в видовом составе водорослей. . .» и т. д. Но ведь выше говорилось также о видовом составе и подчеркивалась общность? Через страницу написано, что «альгофлора прудов имеет много общего с флорой прудов Индии, Украины, Белоруссии, Кавказа, европейских стран» (стр. 56). Иначе говоря, подтверждается космополитизм водорослей.

Вызывает сомнение утверждение автора, что при удобрении прудов «возрастали размеры клеток, колоний, нитей, трихомы». Так, например, ширина нитей и трихомов, а также длина клеток довольно константные признаки, широко используемые в систематике синезеленых и мало зависящие от условий местообитания. Вот как автор объясняет это: «Такой своеобразный биологический признак альгофлоры (т. е. «возрастание» размеров, — *Ш. К.*) связан с азотно-фосфорными удобрениями прудов, способствующими росту не только массы и размеров наземных растений, но и водных» (стр. 56). Как видно из этой цитаты, объяснение «исчерпывающее».

В следующей статье А. Э. Эргашева «Некоторые черты альгофлоры водохранилищ Средней Азии» (стр. 56—60) автор указывает, что им исследовано 22 водохранилища, расположенных в различных районах Средней Азии. Кроме того, в его распоряжении был значительный литературный материал. Это давало возможность установить определенные закономерности в распределении альгофлоры водохранилищ такой обширной территории (от Казахстана до Южной Туркмении) и сделать интересные обобщения. В статье мы этого не находим. Автор делит все водохранилища Средней Азии на 4 группы по числу видов водорослей, что, на наш взгляд, совершенно неоправдано. Число найденных видов в том или ином водоеме может зависеть, кроме всего прочего, от степени его изученности. Так, например, третье Гиндукушское и Ташкепринское водохранилище на Мургабе (Туркменская ССР) автор помещает в разные группы на том основании, что в первом обнаружено 106 таксонов водорослей, а во втором 241. Но первое водохранилище изучалось нами эпизодически, от случая к случаю, а второе — стационарно, в течение ряда лет. При более тщательном изучении в первом водоеме было бы обнаружено гораздо больше видов водорослей. Количество видов в данном случае признак чисто формальный, не отражающий существенных черт водоемов и его нельзя класть в основу серьезной классификации. Так, во второй группе Эргашева (с числом видов от 100 до 200) рядом стоят 2 водохранилища — Третье Гиндукушское (106) и Сарыязинское (103). Но первое из них наливное, типично евтрофное, а второе — русловое, олиготрофное. Совершенно различны состав и биомасса водорослей в этих водоемах и их никак нельзя объединять в одну группу.

Эти примеры показывают, что «группы» Эргашева являются надуманными и не отражают реальных закономерностей.

В остальном статья имеет те же недостатки, что и предыдущая. Часто употребляется выражение «экологические факторы среды», но экологии в статье очень мало. Также (на стр. 60) говорится о значительном количестве субтропических и тропических элементов флоры, но не приводится конкретных примеров. В конце стр. 54 имеется такая фраза: «В литорали водохранилищ развиваются водоросли, образуя пленки, нитчатые скопления и обрастания, а в планктоне доминируют факультативно-планктонные элементы флоры, их состав в разных точках литорали водоема различен» Очень странные «элементы флоры»! В конце статьи говорится: «Такой признак в составе флоры (наличие различных элементов? — *Ш. К.*), безусловно, связан с историческим ходом развития всего растительного мира Средней Азии». Бездоказательная декларация, не вытекающая из материала статьи.

Чтобы не увеличивать объема рецензии остановимся еще только на одной заметке А. Э. Эргашева с очень интригующим названием «Роль миграции в формировании аль-

гофлоры Средней Азии» (стр. 81—83). Очень трудно критиковать эту изложенную в виде тезисов заметку, так как ни с одним из ее положений согласиться нельзя. В первом абзаце автор говорит: «При формировании альгофлоры различных флористических частей Памиро-Алая, Тянь-Шаня имеет место миграционный процесс, осуществляемый в настоящее время, по-видимому, при помощи ветра, воды и птиц» (стр. 81). Но каковы доказательства наличия такого процесса? Почему именно в Памиро-Алае и Тянь-Шане? Как миграция осуществлялась в прежние геологические эпохи? Все это сплошные загадки. Далее говорится, что Среднеазиатский флористический район — «хранилище» реликтовых третичных флор (?) цветковых растений и водорослей. Утверждается, что реликтовые виды водорослей сохранились в водоемах Памиро-Алая и являются остатками флор, развивавшихся в море Тетис. В качестве таких видов приводятся широко распространенные (почти космополитные) виды: *Pediastrum simplex*, *P. boryanum*, *P. kawraiskyi*, *Botryococcus braunii*. Далее автор утверждает, что Памиро-Алай и Тянь-Шань — это центры, из которых шло расселение водорослей в другие равнинные (?) районы Средней Азии. При этом — никаких доказательств, просто автору так хочется.

В следующем абзаце содержится ошеломляющее утверждение, а именно: «В формировании альгофлоры исследуемого района и вообще флоры Средней Азии, большое значение имеет гибридизационный процесс» (стр. 82). И это утверждается для низших водорослей, в большинстве своем агамных, т. е. лишенных полового процесса! О какой гибридизации может здесь идти речь? Автор ссылается при этом на Ю. Е. Петрова, забывая (или не зная?), что последний имел дело с морскими фукусовыми водорослями, у которых половой процесс прекрасно выражен.

Далее идут необоснованные ссылки на работы выдающегося советского ботаника М. Г. Попова, придававшего большое значение гибридизационным процессам во флорогенезе и видообразовании, но только у цветковых растений. Закончим разбор этой работы Эргашева цитированием последнего абзаца, характерного для его стиля: «С изменением климата и времени года, появлением ветра, дождя, таяния снега, полноводия (? — *Ш. К.*) и т. д. из одного района в другой направляется или поток, или элементы миграции. А с высокогорных районов (Памир), когда в течение суток наблюдаются все изменения, присущие сезону года, миграция идет так же быстро, как и изменение климата этого района, что постепенно действует на смещение (!) видов и образование гибридных форм водорослей» (стр. 83). Полагаем, что комментарии излишни.

Мы не имеем возможности, да в этом и нет необходимости, останавливаться на других работах Эргашева, опубликованных в сборнике, все они выполнены в таком же стиле. Впрочем, мы бы хотели обратить внимание альгологов, которым попадет в руки этот сборник, на заметку «К вопросу географии водорослей Средней Азии» (стр. 78—80), она по своему неповторима.

Во всех своих работах А. Э. Эргашев старается доказать своеобразие альгофлоры водоемов Средней Азии, говорит даже о Среднеазиатском флористическом районе, но нам неизвестно ни одной его публикации, где бы им описывались хотя бы один новый, эндемичный для Средней Азии вид или форма водорослей. Везде у него присутствуют самые различные элементы флоры, но «самобытный» среднеазиатский элемент отсутствует.

Можно и нужно изучать флору водорослей, но для этого необходимо обладать определенным багажом знаний в области систематики, географии и альгологии в целом. Заниматься флористикой на том уровне, как это было показано выше, значит дискредитировать это направление ботанических исследований.

Возвращаясь к сборнику в целом, следует указать, что многие альгологические статьи изобилуют ошибками и искажениями в латинских названиях водорослей, особенно в написании авторов видов. Так, сокращения фамилий авторов даются без точек: Elenk, Gom, Vauch, Menegh, Kütz, I. Kissel и др. (стр. 42) или искажаются: вместо Nägeli пишется Nageli, вместо Schrenk — Schrank, вместо Hansg. — Hahsg., вместо floccosa — foscosa, Bory пишется с точкой (стр. 43—44). На стр. 44 упоминается какой-то «ассоллаторий» (вероятно, *Oscillatoria*) и т. д.

Можно адресовать упрек и издательству за погрешности в орфографии и стилистике, примеры которых были приведены выше и которые можно было бы намного увеличить. Нельзя не упрекнуть и составителей и редактора сборника, не проявивших должной требовательности при отборе статей, хотя нам и неизвестно, чем они при этом руководствовались.

Узбекские криптогамисты проделали большую и полезную работу по организации в Ташкенте IV конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана, которая прошла очень хорошо и принесла большую пользу делу развития исследований в этой области. Тем досаднее, что при опубликовании материалов конференции были допущены такие отступления от общепринятых норм.

Ш. И. Коган.

Институт ботаники
Академии наук Туркменской ССР,
г. Ашхабад.

(Получено 25 I 1972).

УДК 019.941 : 002.01[57+54]582.893

The biology and chemistry of the *Umbelliferae*. Ed. by V. H. Heywood. London, Academic Press, 1971. X, 438 p. (Supplement 1 to the «Botanical Journal of the Linnean Society», vol. 64). Ł 8.50. (Биология и химия зонтичных. Под ред. В. Хейвуда)

D. V. LEBEDEV (A REVIEW)

Рецензируемая книга — несомненно одно из наиболее характерных для современного этапа развития систематики и наиболее интересных изданий из числа вышедших за последние годы. Она основана на материалах международного симпозиума, состоявшегося в Ридингском университете 21—24 сентября 1970 г.; ее редактор — известный английский систематик В. Хейвуд, профессор этого университета. Среди 26 авторов 22 статей сборника — ученые из Англии, ГДР, Дании, Индии, Коста-Рики, Нидерландов, Новой Зеландии, США, ФРГ и Франции.

Предмет этой книги — своеобразное и нелегкое семейство зонтичных — важен сам по себе. Но она весьма интересна не только для тех ботаников, которые занимаются представителями данного семейства. На примере зонтичных наглядно продемонстрированы общие тенденции развития систематики растений в наши дни, показаны перспективность применения новых методов исследования и значение комплексного подхода к изучению таксонов.

Первая группа статей сборника носит обзорный характер. Это статья Л. Констанса (L. Constance), содержащая краткую историю изучения семейства (среди 12 портретов наиболее выдающихся исследователей зонтичных помещены портреты наших соотечественников — Г. Ф. Гофмана и Б. М. Козо-Полянского); таксономический обзор зонтичных Нового Света М. Матиаса (M. E. Mathias) с обширной библиографией, насчитывающей 390 названий; такой же обзор зонтичных Старого Света В. Хейвуда, но с очень маленьким списком литературы; обзор истории зонтичных Новой Зеландии Дж. Доусона (J. W. Dawson); и, наконец, анализ родственных взаимоотношений семейств порядка *Umbellales* (речь идет о сем. *Umbelliferae*, *Araliaceae*, *Nyssaceae*, *Cornaceae*, *Garryaceae*, *Alangiaceae*, *Rhizophoraceae*), принадлежащий Р. Родригесу (R. L. Rodriguez). Сюда же следует отнести завершающую сборник статью Д. Френча (D. H. French), посвященную этноботанике семейства. В ней помещен аннотированный список тех представителей зонтичных, которые имеют то или иное этноботаническое значение.

Во второй группе статей представлен ряд исследований, посвященных некоторым наиболее актуальным вопросам биологии и морфологии зонтичных. В статье Ч. Белла (C. R. Bell), имеющей характерный подзаголовок «Доказательство специализации неспециализированных цветков», речь идет о биологии цветения и системах скрещивания в этом семействе. Статья М. Серсо-Ляррриваля (M.-Th. Cerceau-Larrival), посвященная морфологии пыльцы в связи с филогенией зонтичных, иллюстрирована серией прекрасных фотографий, снятых с помощью сканирующего электронного микроскопа. В работе Г. Фрёбе (H. A. Froebe) рассмотрено эволюционное значение морфологии соцветий зонтичных. Статья У. Теобальда (W. L. Theobald) содержит материалы по сравнительноанатомическому изучению онтогенеза цветков и плодов некоторых *Peucedaneae*. Исследование М. Гюйо (M. Guyot) посвящено филогенетическому и систематическому значению строения устьиц. В. Хейвуд и К. Дакшини (K. M. M. Dakshini) изложили результаты изучения структуры плодов у растений трибы *Caucalideae* с применением сканирующего электронного микроскопа. Д. Мур (D. M. Moore) представил анализ всех имеющихся данных о числах хромосом в семействе зонтичных (в качестве основного источника сведений автору служила советская сводка «Хромосомные числа растений»), а А. Кове (A. M. Cauwet) дал очерк кариосистематики рода *Bupleurum*.

Третья группа статей, которые мы не будем перечислять (между прочим, среди их авторов имеется такой известный исследователь, как Р. Хегнауер), содержит материалы по фитохимии продуктов вторичного синтеза, по хемосистематике семейства в целом и ряда таксонов, входящих в его состав. Уделено внимание также применению серологического метода к решению вопросов таксономии.

Книга оснащена двумя тщательно составленными указателями: цитируемых авторов и латинских названий растений. В первом из них мы находим фамилии многих советских ученых, занимавшихся изучением семейства.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 II 1972).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 93/99 : 58 (208)

Ф. С. Теплов

К ИСТОРИИ ПЕРВОГО НАУЧНОГО ОБЩЕСТВА БОТАНИКОВ В ПЕТЕРБУРГЕ

F. S. TEPLOV. TO THE HISTORY OF THE FIRST SCIENTIFIC SOCIETY OF BOTANISTS IN ST. PETERSBOURG

Первым в Петербурге научным объединением ботаников (предшественником Отделения ботаники организованного в 1868 г. Петербургского общества естествоиспытателей) было Ботаническое отделение. Оно основано в 1861 г. и состояло первоначально при Российском обществе садоводства, а с 1864 г. при Русском энтомологическом обществе.

Деятельность Ботанического отделения за 1862—1866 гг. получила известное освещение в печати. Краткие отчеты о двух его заседаниях, состоявшихся в 1862 г., помещены в «Вестнике Российского общества садоводства».[1] Протоколы заседаний за 1865 и 1866 гг. напечатаны в «Трудах Русского энтомологического общества».[2]

Обобщающим источником сведений является ботанический раздел обзора деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей (за 1868—1893 гг.).[3] В распоряжении составителя этого раздела, М. С. Воронина, помимо указанных публикаций были также рукописные протоколы Отделения за 1864 г.[4] Таким образом, в «Обзоре. . .» содержится наиболее полная информация о деятельности Отделения с 1862 г. по ноябрь 1866 г.

Инициатива организации Ботанического отделения при Российском обществе садоводства принадлежала, по-видимому, Н. Е. Цабелю. Известно всего о двух заседаниях Отделения в 1862 г. — 17 февраля и 17 марта. О первом из них в «Обзоре. . .» говорится следующее: «17-го февраля 1862 года, в одной из зал Петербургской городской думы было первое собрание Ботанического отделения Общества. В этом собрании Н. Е. Цабель сообщил наблюдения над предельным слоем (Vagina tutelaris Caspary), замеченном преимущественно у односемянных растений; он представил анатомические препараты, приготовленные им из корней *Phoenix dactilifera* и *Dracaena reflexa*. Член Общества К. Г. Гернет изложил некоторые сведения о канальчатых полостях Tupfelräume) и демонстрировал препарат, приготовленный Шахтом».[5] 17 марта П. И. Черняев сообщил о строении и развитии пробки; были рассмотрены различные ботанические препараты, приготовленные Черняевым, Цабелем и Борщевым (последний, по всей видимости, членом Общества не являлся). Несомненно, что помимо указанных в «Обзоре. . .» упомянутых выше лиц, в работе отделения принимали участие по крайней мере еще два ботаника: Э. А. Регель и М. С. Воронин, бывшие в то время соответственно — вице-президентом и членом правления Общества садоводства.[6]

В «Обзоре. . .» дается следующая оценка первого этапа деятельности отделения: «Как видно из просмотра Вестника Российского общества садоводства, Ботаническое отделение не имело успеха при Обществе и просуществовало при нем не долго. В „Вестнике“ по крайней мере, кроме . . . кратких отчетов о двух заседаниях Ботанического отделения, в феврале и в марте 1862 года, ничего более о нем не говорится и потому нужно полагать, что деятельность Ботанического отделения среди садоводов тем и ограничилась».[7]

---

[1] Вестник Российского общества садоводства. СПб., 1862, стр. 98, 149—150.

[2] Труды Русского энтомологического общества в С.-Петербурге, т. III, №№ 3—4, СПб., 1866, стр. 70—72; т. IV, №№ 1—2—3, 1870, стр. 26—34.

[3] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей за первое двадцатипятилетие его существования. 1868—1893». СПб., 1893, стр. 28—35.

[4] См. там же, стр. 29.

[5] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .», стр. 28 со ссылкой на «Вестник Российского общества садоводства», 1862, стр. 98.

[6] См. «Вестник Российского общества садоводства», 1862, стр. 1 и 157.

[7] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .», стр. 29.

В 1864 г. образовались специализированные отделения в составе Русского энтомологического общества, в том числе Ботаническое отделение. Следует указать, что ботаники в составе Энтомологического общества были уже в 1863 г. Как видно из архивных документов, 4 марта 1863 г. действительными членами этого общества были избраны А. Н. Бекетов, М. С. Воронин, К. Е. Мерклин, А. С. Фаминцын.[1] Этот этап деятельности Отделения, оценивается в «Обзоре. . .» значительно более высоко: «Здесь Ботаническому отделению более посчастливилось; оно стало на более прочную почву и выказало большую деятельность, чем в Обществе садоводства».[2]

Действительно, работа Отделения становится более систематической и интенсивной. Согласно «Правилам для действий Ботанического отделения Русского энтомологического общества», оно ставило целью «. . . содействовать распространению между его членами ботанических знаний посредством чтений, бесед и экскурсий» и «разрабатывать ботанические вопросы, могущие возникнуть в Энтомологическом обществе». Собрания предусматривались ежемесячно — с сентября по май. Председатель и делопроизводитель отделения избирались на один год и только из числа действительных членов Общества и т. д.[3]

В «Обзоре. . .» приводятся следующие данные о составе и деятельности Ботанического отделения. С 1864 г. по осень 1865 г. председателем был А. Н. Бекетов, делопроизводителем П. И. Черняев; с осени 1865 г. и в 1866 г. председателем был К. Г. фон Гернет, делопроизводителем М. С. Воронин. Действительными членами Отделения состояли также А. С. Фаминцын, Н. Е. Цабель, К. Е. Мерклин, Г. Ф. Зельгейм и А. П. Веселовский. Постоянными гостями и членами Отделения считались Р. Э. Траутфеттер, Э. А. Регель, К. И. Максимович, Ф. Э. Гердер, Ф. И. Рупрехт, Ф. Б. Шмидт, и К. Ф. Мейнсгаузен. В 1867 г. к ним присоединились С. М. Розанов и К. А. Тимирязев».[4] Таким образом, Отделение объединяло практически всех петербургских ботаников того времени. Все они, за небольшим исключением, окончили естественное отделение Петербургского университета.

В 1864 г. состоялось шесть заседаний отделения со следующими сообщениями: А. Н. Бекетов — О сибирской пихте, найденной в Садовой ледине (под Шлиссельбургом); Исследование листьев хвойных деревьев; М. С. Воронин — История развития *Synchytrium taraxaci* и о некоторых других организмах из отдела хитридиевых, паразитирующих в ткани живых явнобрачных растений; К. Г. Гернет — Наблюдения над строением древесины в стеблях двусемядольных растений; А. С. Фаминцын два реферата — О работе Гукера, посвященной *Welwitschia mirabilis*, и работах некоторых исследователей, показывающих сходство между подвижною плазмою растительных клеточек и подвижным веществом — саркодою низших организмов (миксомицетов и т. п.), относимых собственно к животному царству; П. И. Черняев — Строение корней у древесных двусемядольных растений.[5] Члены Отделения приняли участие в подготовленном Русским энтомологическим обществом первом томе «Естественноисторических исследований С.-Петербургской губернии», где помещены и ботанические статьи: А. Н. Бекетов — О сибирской пихте в С.-Петербургской губернии. Материалы для изучения Петербургской растительности; К. Г. Гернет — О гербариях и гербаризациях, преимущественно по отношению к исследованиям флоры С.-Петербургской губернии; П. И. Черняев — О строении средней части в корнях древесных двусемядольных растений.[6]

В 1865 г. Отделение имело семь заседаний с сообщениями: А. Н. Бекетов — Исследования над строением хвои пихты; М. С. Воронин — Исследования над грибами, причиняющими ржавчину растений; О полиморфизме, встречаемом в воспроизводительных органах грибов, принадлежащих к отделу *Pyrenomycetes*; Г. Ф. Зельгейм — О действии аммиачной меди на растительные ткани; К. Е. Мерклин — Воспроизведение бересты на березе; Д. С. Михайлов (приглашенный) — О (растительной) системе Агарда; А. С. Фаминцын — О влиянии света на произрастание растений; Н. Е. Цабель исследования Туло Ирмиша «О луковичных растениях» и др. Рассмотрена также записка П. И. Черняева «Об одной из задач микроскопической техники приготовления тонких разрезов растительных тканей.[7]

В 1866 г. состоялось пять заседаний с сообщениями: К. Г. Гернет — О так называемом аномальном образовании древесины у двусемядольных (сообщения на двух заседаниях — 22 января и 24 сентября); К. Е. Мерклин — Об ископаемых деревьях,

[1] Архив АН СССР, фонд 724, оп. 1, ед. хран. 9, л. 54.

[2] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .», стр. 29.

[3] Архив АН СССР, фонд 724, оп. 1, ед. хран. 27, лл. 3—4. Подлинник составлен рукою А. П. Веселовского и имеет собственноручные подписи К. Гернета, К. Мерклина, П. Черняева, А. Фаминцына, Н. Цабеля, А. Веселовского, Г. Зельгейма и М. Воронина.

[4] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .», стр. 29—30.

[5] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .», стр. 30—32.

[6] «Естественноисторические исследования С.-Петербургской губернии, произведенные членами Русского энтомологического общества», т. 1, СПб., 1864.

[7] Труды Русского энтомологического общества в С.-Петербурге. т. III, СПб., 1866, стр. 72.

найденных в России; А. С. Фаминцын — Исследования над действием света керосиновой лампы на водоросль *Spirogyra orthospira* Naeg.[1] Изложение истории Ботанического отделения в «Обзоре. . .» доведено до заседания 19 ноября 1866 г., на котором А. С. Фаминцын сделал еще одно сообщение о своих новых исследованиях над действием света на растения (изложение его работы «Образование хлорофилла в высших явнобрачных растениях» и «Наблюдения над движением зерен хлорофилла в клетках мха *Mnium*). Затем в «Обзоре. . .» сказано: «О дальнейших заседаниях не имеется никаких следов как в печатных, так и в рукописных протоколах и, следовательно, нужно полагать, что заседанием 19 ноября 1866 г. заключилась вся деятельность Ботанического отделения при Энтомологическом обществе».[2] Поэтому дальнейшая деятельность Отделения (уже в составе Петербургского общества естествоиспытателей) рассматривается в «Обзоре. . .» не как продолжение, но как ее «возобновление».[3]

Учитывая то, что М. С. Воронин был делопроизводителем Ботанического отделения с осени 1865 г., а в 1869—1877 гг. и вновь с 1884 г. — секретарем Отделения ботаники Петербургского общества естествоиспытателей, это заключение принимается как окончательное и в литературе не оспаривается. Тем не менее мы уже имели случай показать по несколько иному поводу, что деятельность Ботанического отделения при Русском энтомологическом обществе имела место и в начале 1867 г.[4] Документы, хранящиеся в фонде этого Общества в Архиве Академии наук СССР, свидетельствуют, что она продолжалась на протяжении всего года.

Возвратимся к последнему из заседаний Отделения, о котором упоминается в «Обзоре. . .» — 19 ноября 1866 г. Помимо сообщения А. С. Фаминцына на этом заседании состоялись также (об этом в источниках не упоминается) выборы председателя и делопроизводителя отделения на 1867 год. Избраны были: председателем — А. Н. Бекетов, делопроизводителем — М. С. Воронин.[5] Результаты выборов утверждены Советом Общества 1 декабря 1866 г.[6]

Краткое изложение итогов деятельности Ботанического отделения за 1867 г. содержится в письме А. Н. Бекетова секретарю Энтомологического общества Ф. П. Кеппену от 3 декабря 1867 г., текст которого приводится ниже.

«№ 70 — 3 декабря 1867 г.

Милостивый государь Феодор Петрович.

Могу Вам на этот раз представить лишь заглавия статей, читанных в заседаниях отдела, так же, как имена авторов.

Статьи членов Общества

Гернет — 1) О легковесных древесинах.
2) О порче сосновых игол насекомым Cecedomia brachyntera.

Мерклин — О некоторых случаях судебной медицины.

Фаминцын — О движении зерен хлорофилла под влиянием света.

Розанов — 1) О строении и развитии сетчатых подземных частей *Phlomis tuberosa*.
2) О нагревательном столике для микротермических исследований.

Воронин — О болезни Брусники и новом грибе *Exobasidium Vaccinii*, определяющем эту болезнь.

Бекетов — О влиянии климата на возрастание лиственницы, ели и березы.

Приглашенные читали —

Баранецкий — О самостоятельной жизни гонидиев лишаев и о зооспорах этих растений.

Бородин — О влиянии света на прорастание папоротников и на передвижение зерен хлорофилла в заростке этих растений и других низших споровых.

Больших подробностей представить не могу, да вряд ли они и нужны. С истинным почтением имею честь быть Вам, милост(ивый) Государь покорным слугой.

А. Бекетов».[7]

---

[1] Труды Русского энтомологического общества в С.-Петербурге. 1870, стр. 30—34.

[2] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .», стр. 34—35 (подчеркнуто мной, — *Ф. Т.*).

[3] «Обзор деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей...», стр. 35.

[4] Ф. С. Теплов. Первое научное сообщение К. А. Тимирязева. Ботанический журнал, т. 55, 1970, № 6, стр. 895—898.

[5] Архив АН СССР, фонд. 724, оп. 1, ед. хран. 14, л. 57.

[6] Там же, л. 35.

[7] Там же, 14, лл. 75—75 об. Перечень сообщений, приведенный в письме А. Н. Бекетова, не является исчерпывающим. Опущено по крайней мере еще одно сообщение: К. А. Тимирязев. Развитие спор *Pelliae Epyphyllae*. (См. Ботанический журнал, т. 55, 1970, № 6, стр. 895—898).

Публикуемый документ особых комментариев не требует. Он свидетельствует о том, что в 1867 г. деятельность Отделения была не менее активной, чем в 1864—1866 гг. Протоколы же заседаний за 1867 г. остались неизвестны, а отчет за этот год, по-видимому, не составлялся. Письмо А. Н. Бекетова было предназначено заменить этот отчет, что подтверждается надписью Ф. П. Кеппена, в верхней части письма: «К отчету за 1867 г. по Ботаническому отделению».

Письмо А. Н. Бекетова было написано накануне открытия Первого съезда русских естествоиспытателей (28 декабря 1867 г.), когда вопрос о дальнейшем пребывании Ботанического отделения в составе Русского энтомологического общества был, видимо, уже предрешен.

2 января 1868 г. председатель Первого съезда русских естествоиспытателей ректор Петербургского университета К. Ф. Кесслер, инициатор съездов натуралистов, выступил на заседании Отделения зоологии Съезда с новой инициативой — он «сделал предложение об учреждении зоолого-ботанического общества при каждом из русских университетов, что, как отмечено в протоколе, было встречено с общим сочувствием».[1] Предложение Кесслера от имени Зоологического и Ботанического отделений было представлено общему собранию Съезда председателем Отделения ботаники А. Н. Бекетовым и получило полную поддержку. «. . .Весьма желательно, — говорилось в постановлении третьего (заключительного) общего собрания Съезда русских естествоиспытателей (4 января 1868 г.), — чтобы при каждом из русских университетов организовалось общество естествоиспытателей, которое поставило бы себе задачею умножить и соединить местные ученые силы с целью направить их на изучение определенной полосы России, преимущественно в отношении геологическом, ботаническом и зоологическом, подобно уже составившемуся и начавшему плодотворную деятельность свою Обществу любителей естествознания при Московском университете».[2]

Первое общее собрание Петербургского общества естествоиспытателей открылось 28 декабря 1868 г.[3] Первое заседание Отделения ботаники нового общества состоялось спустя две недели — 12 января 1869 г.,[4] открыв тем самым новую, более известную главу в истории ботаники в Петербурге.

В заключение следует заметить, что после «Обзора деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей. . .» (1893 г.) Ботаническое отделение в литературе по истории отечественной ботаники уже не упоминается. Не объясняется ли этот факт принадлежностью Ботанического отделения к составу Русского энтомологического общества?

г. Москва.

(Получено 16 XI 1971).

---

[1] Труды Первого съезда русских естествоиспытателей по отделению зоологии. СПб., 1868, стр. 10.

[2] Труды Первого съезда русских естествоиспытателей в С.-Петербурге, происходившего с 28 декабря 1867 по 4 января 1868 г., СПб., 1868, стр. X—XI.

[3] Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей, т. I, вып. 1, СПб., 1870, стр. 10.

[4] Там же, стр. 15.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК(477)92[581.9+582 : 001.4]

МИХАИЛ ИВАНОВИЧ КОТОВ
(К 75-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

A. I. BARBARICH AND S. S. KHARKEVICH.
MIKHAIL IVANOVICH KOTOV. (TO THE 75TH ANNIVERSARY OF BIRTH)

9 ноября (27 октября по старому стилю) 1971 г. Михаилу Ивановичу Котову исполнилось 75 лет. Его научная и общественная деятельность, его роль в развитии советской ботаники отражены в юбилейной статье, посвященной 70-летию со дня его рождения.[1] Поэтому здесь мы кратко подытожим то, что сделано им за прошедшие пять лет.

Эти годы были продолжением его исследований флоры и растительности Украины. Ежегодно он проводил длительные экспедиции, привлекая к участию в них молодежь. За это время собран гербарий свыше 5000 листов. Описан и опубликован новый реликтовый вид — волчеягодник крымский *Daphne taurica* Kotov, установлены его ботаникогеографические связи с близкими видами и его возраст.

М. И. проводил работу по составлению дополнений к «Флоре УССР», а также по обработке семейств для «определителя растений Украинских Карпат». Он инициатор и соавтор монографий «Ефіроолійні рослини України» (1969), «Бур'яни України» (1970). За пять лет он опубликовал 41 работу, а всего с начала научной деятельности 298 научных трудов.

М. И. был участником многих съездов и совещаний, продолжал возглавлять секцию флоры и растительности Украинского ботанического общества, уделял много внимания делу охраны природы.

В 1969 г. М. И. Котову присуждено звание лауреата Государственной премии Украинской ССР за участие в составлении двенадцатитомного коллективного труда «Флора УРСР» (1936—1965). В 1970 г. он был награжден медалью «За доблестный труд в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина», а в 1971 г. орденом «Знак Почета» за многолетнюю плодотворную научную деятельность и успешное выполнение восьмого пятилетнего плана.

Пожелаем дорогому юбиляру, Михаилу Ивановичу Котову, крепкого здоровья, долгих лет жизни и новых творческих успехов.

Дополнения к списку опубликованных работ М. И. Котова[2]

1966. Ботаникогеографический очерк и районирование БАССР. В книге «Определитель растений Башкирской АССР», Изд. «Наука», М.—Л. : 5—16, с картой.

Бруслина европейська (*Evonymus europaea* L.) та її мінливість. Укр. бот. ж., 23, 5 : 102—105.

О работе секции флоры и растительности Украинского ботанического общества за 1964 и 1965 г. Бот. ж., 51, 6 : 914—915.

Определитель растений Башкирской АССР. Изд. «Наука». Автор обработок сем. *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Potamogetonaceae*, *Najadaceae*, *Juncaginaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Alismataceae*, *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae* : 57—65; *Cyperaceae* (совместно с Т. В. Егоровой): 98—129; *Araceae*, *Lemnaceae*, *Juncaceae* : 129—135; *Berberidaceae*, *Papaveraceae*, *Fumariaceae*, *Cruciferae*, *Resedaceae*, *Droseraceae*, *Crassulaceae*, *Saxifragaceae*, *Grossulariaceae*, *Rosaceae* (за исключением рода *Alchemilla* : 258—266): 217—269; *Polygalaceae* : 297—298; *Callitrichaceae* : 300—301; *Violaceae*, *Thymelaeaceae* : 306—311; *Umbelliferae* (за исключением таблицы для определения родов): 319—332; *Polemoniaceae*, *Boraginaceae* : 348—356; *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Lentibulariaceae* : 371—390; *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*, *Cucurbitaceae*, *Campanulaceae* : 399—406; *Compositae*, род *Hieracium* : 449—453.

---

[1] Ботанический журнал, 1967, т. 52, № 2.

[2] В «Дополнение» включены работы М. И. Котова, опубликованные в 1966—1971 гг. после выхода в свет книги С. Ю. Липшица «Русские ботаники» (биографо-библиографический словарь, 1952, т. IV, изд. МОИП) и статьи А. И. Барбарича и С. С. Харкевича «Михаил Иванович Котов (К 70-летию со дня рождения)». Бот. ж., 1967, т. 52, № 2 : 286—293.

1967. Досягнення у вивченні флори, систематики вищих рослин і рослинних ресурсів на Україні. Укр. бот. ж., 24, 5 : 6—19. (Совместно с С. С. Харкевичем).

Об изучении и обогащении растительных ресурсов Украины за 50 лет Советской власти. Растит. ресурсы, III, 3 : 347—354. (Совместно с С. С. Харкевичем).

Походження флори Криму в світлі нових геологічних досліджень. Укр. бот. ж., 24, 1 : 66—68.

Про роботу відділу вищих рослин Інституту ботаніки АН УРСР за післявоєнний час (1945—1966 рр.). Укр. бот. ж., 24, 4 : 112—113.

Растительность юго-восточной части Центрального Тянь-Шаня. В сб.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Проблемы ботаники, Фрунзе, 9 : 101—106.

1968. Дикорослі ефіроолійні рослини УРСР. В сб.: Досягнення ботанічної науки на Україні. 1965—1966 рр. К. : 79—81.

Новые адвентивные растения по берегам и в пойме реки Волги. Бот. ж., т. 53, 8 : 1157—1159.

Олексій Лаврентійович Липа (до 60-річчя з дня нарождення). Укр. бот. ж., 25, 4 : 95—96. (Совместно с А. И. Барбаричем и И. П. Билоконем).

Флора другої тераси р. Десни та заплавини р. Остра в околицях м. Остра. В сб.: Досягнення ботанічної науки на Україні, 1965—1966 рр. Вид-во «Наукова думка», К. : 31—33. (Совместно с А. И. Барбаричем).

Флора заплави р. Десни в околицях м. Остра. Там же : 33—36. (Совместно с А. И. Барбаричем).

1969. Ефіроолійні рослини України. Вид-во «Наукова думка», К. : 1—192. (Совместно с Е. Д. Карнаух, С. С. Морозюк, С. В. Гончаровым).

Нові адвентивні культурні та дикі рослини Криму. Укр. бот. ж., 26, 2 : 72.

Олена Дмитрівна Вісюліна. (До 70-річчя з дня народження). Укр. бот. ж., 26, 2 : 101—102. (Совместно с А. И. Барбаричем).

Флора і рослинність Родопських гір в Болгарії. Укр. бот. ж., 26, 5 : 28—30.

Флора і рослинність південного схилу Середньо-Російської височини та її відрогів. В сб.: Матеріали IV з'їзду Українського ботанічного товариства, К. : 170—172. (Совместно с О. П. Мринским).

Hieracium L. — Ястребинка. Флора Крыма, III, 3, Ялта : 331—346.

1970. Академік В. Л. Комаров (до 100-річчя від дня народження). Укр. бот. ж., 27, 6 : 797—799.

Амброзія безкрила (*Ambrosia aptera* DC.) — новая адвентивна рослина УРСР. Укр. бот. ж., 27, 1 : 107—108.

Бур'яни України (Визначник-довідник). Вид-во «Наукова думка», Автор обработок сем. *Cruciferae* : 152—193, *Umbelliferae* : 256—271, *Scrophulariaceae* : 337—352; *Orobanchaceae* : 353—357.

Новый вид — Волчеягодник крымский (*Daphne taurica* Kotov) и его генетические связи. Бот. ж., 55, 9 : 1335—1340.

Новые адвентивные растения Краснодарского края, Бот. ж., 55, 10 : 1502.

(Рецензія). Е. В. Вульф. Флора Крыма, III, 3, Ялта, 1969. Бот. ж., 55, 8 : 1194—1195.

Рослинність Центрально-чорноземного заповідника ім. проф. В. О. Альохіна. В сб.: Досягнення ботанічної науки на Україні, 1967—1968 рр., К. : 57—60. (Совместно с О. П. Мринским).

1971. Вовчі ягоди кримськиі (*Daphne taurica* Kotov) та умови її зростання. В сб.: Досягнення ботанічної науки на Україні, 1969—1970 рр». К.

Э. М. Лавренко. (До 70-річчя від дня народження і 50-річчя наукової та педагогічної діяльності). Укр. бот. ж., 28, 2 : 254—256.

Нові та рідкісні рослини південного сходу УРСР і Криму. Укр. бот. ж., 28, 5 : 609—612.

(Рецензія). Н. М. Дудик, Е. Н. Кондратюк. Атлас плодов и семян бобовых природной флоры УССР, К., 1907. Бот. ж., 56, 11 : 1705.

Рослинність і флора Сивашського острова Куюк-Туп. Укр. бот. ж., 28 : 3, 332—336. (Совместно с П. Я. Поповичем).

Рослинність острова Куюк-Туп в Сиваші. В сб.: Досягнення ботанічної науки на Україні, 1969—1970 рр., К.

А. И. Барбарич и *С. С. Харкевич*.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР
и
Центральный республиканский
ботанический сад
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

(Получено 21 XII 1971).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УДК 582 : 001.4 : 579.0001.2

ТРЕВОЖНЫЙ СИГНАЛ О СОСТОЯНИИ КРУПНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ КОЛЛЕКЦИЙ

B. A. YURTSEV. ON THE CONDITION OF THE GREAT SYSTEMATIC COLLECTIONS. AN ALARM SIGNAL

В конце лета 1971 г. в журнале «Экология» (Ecology) появилась короткая статья американского биолога Э. О. Уилсона, озаглавленная «Бедственное положение систематики».[1] Статья представляет собой отклик на недавно опубликованный Нью-Йоркским ботаническим садом отчет конференции директоров систематических коллекций Национальному фонду науки США о состоянии основных коллекций.[2] Автор обращается в первую очередь к экологам, влияние которых в научных и общественных кругах США значительно возросло за последние годы, с целью привлечь их внимание к критическому состоянию многих крупных коллекций. Одновременно с этим в лаконичной и четкой форме он ставит ряд широких и актуальных вопросов — о диспропорции между значением систематики для общества и той скромной поддержкой, которую она получает, о значении систематики для экологии, о соотношении некоторых классических и новых разделов самой таксономии. Поскольку значение этих проблем, обсуждаемых Уилсоном, предельно концентрировано, никоим образом не ограничивается рамками одной страны, ниже приводятся его высказывания по существу названных вопросов, сопровождаемые лишь самыми необходимыми комментариями.

«Недавно опубликованный отчет Национальному фонду науки о состоянии основных систематических коллекций в Соединенных Штатах звучит как призыв о помощи, к которому экологам следовало бы внимательно прислушаться. Его авторы трезво и, на мой взгляд, с полным основанием утверждают, что „длительная недостаточная поддержка (обществом), ныне создавшая угрозу самому существованию этого ценнейшего, трудно сохраняемого, незаменимого ресурса, неизбежно приведет, если положение не изменится, к разрушению его как раз в то время, когда человечество настойчиво требует решения проблем, неразрешимых без систематических коллекций. Помощь — фундаментальная, регулярная помощь — жизненно необходима и именно сейчас“».

«Систематика как дисциплина находится в столь же удручающем состоянии. Систематики в этой стране были почти все исключены из многих ведущих биологических учреждений — в лучшем случае, чтобы уступить место биометристам, занятым больше философией и методологией, нежели существом таксономии. Уже давно стало модой, оценивая значение разных разделов академической биологии, отводить место собственно таксономии где-то на дне. Нельзя допустить, чтобы так продолжалось и дальше. Экологи, начинающие пожинать плоды своей неожиданно возросшей популярности и все увеличивающейся финансовой поддержки, должны осознать свою зависимость от собственно таксономии и особую ответственность перед ней. Большинство центральных проблем экологии можно решить лишь обратившись к деталям разнообразия органического мира. Даже самые поверхностные анализы экосистем приходится основывать на данных таксономии. После того, как первые широкие измерения потока энергии и геохимической цикличности дали важную, но ограниченную информацию, то что остается пока недоступным для анализа, зависит от деталей биологии конкретных видов. Пищевые цепи, колебание численности и биомассы популяций, суточные и сезонные ритмы, темпы и типы расселения, освоение не занятых место-

[1] E. O. Wilson. The plight of taxonomy. Ecology, vol. 52, n° 5 (1971).

[2] The systematic collections of the United States: an essential resource. Part 1. The great collections: their nature, importance, condition, and future. A report to the National Science Foundation by the conference of Directors of systematic collections; W. C. Steere, chairman. Published by the New York Botanical Garden, Bronx, New York 10.458. xi+33 pp.

обитаний, микроэволюция, физиологическая адаптация и большинство других основных тем экологии требуют глубокого понимания биологии конкретных таксонов. Прогресс зависит не только от правильной идентификации видов, но также от свободного владения крупными таксономическими группами, лучше всего достигаемого посредством целенаправленной специализации систематиков и таксономически подготовленных экологов».

«Есть два вполне определенных способа усилить таксономию, которыми следует воспользоваться. Первый — предоставить больше академических должностей систематикам, овладевшим существом систематики (а не только биометрической методологией), биологам, являющимся экспертами по крупным группам организмов в масштабе континента или земного шара. Им следует предоставить возможность занять свое место среди экологов-теоретиков и экспериментаторов, которые ныне в таком почете в биологических учреждениях. Второй шаг — увеличить ассигнования учреждениям, содержащим основные систематические коллекции в этой стране, к чему и призывает отчет комитета Стира. Следует надеяться, что экологи, с их недавно приобретенным влиянием, поймут, что такая помощь их интеллектуальным собратьям — систематикам является частью их ответственности перед наукой и одновременно в их собственных, непосредственных интересах».

Попытаемся подчеркнуть основные положения автора и несколько развить их.

1. В современную эпоху, когда задачи экологии расширились до разработки научных основ сохранения на нашей планете необходимых условий жизни и их оптимизации, решение коренных вопросов экологии немыслимо без самого широкого привлечения данных систематики к анализу функционирования экосистем. Предмет экологии (понимаемой широко, т. е. включая геоботанику и биогеоценологию), систематики и других взаимосвязанных дисциплин оказался в фокусе интересов всего человечества. В этих условиях традиционный взгляд на систематику как на отсталую «описательную» науку, являющийся одной из причин ее современного прозябания, превращается в тормоз при решении ряда неотложных проблем конца XX века.

2. «Бедственное положение систематики» в США не в одинаковой мере разделяют разные ее разделы. Успехи молекулярной биологии, биофизики, вычислительной техники расширили методический арсенал таксономии и открыли новые, неожиданные горизонты для ее развития и применения; новые разделы систематики интенсивно развиваются во многих крупных научных центрах США. Тем разительней контраст с «бедственным состоянием» крупных систематических коллекций и недооценкой роли систематиков-монографов — представителей классических направлений в таксономии. Между тем новейшие методы и разделы таксономии по существу являются надстройкой по отношению к испытанному морфолого-географическому методу. Успешное и гармоничное развитие таксономии в целом невозможно без укрепления фундамента этой науки, каковым являются крупные систематические коллекции, обслуживаемые опытными квалифицированными работниками, а также кадры систематиков — специалистов по крупным систематическим группам.

3. Крупные систематические коллекции представляют бесценное национальное достояние, жизненно важное для развития науки и всего общества, и в не меньшей степени, чем основные сокровищницы национального и мирового искусства, нуждаются в фундаментальной поддержке и охране со стороны государства.

В заключение следует сказать, что многие вопросы, поднятые Уилсоном на основе американских материалов, сохраняют свое значение и для большинства других стран. Как известно, совсем недавно Президиум Академии наук СССР, заслушав доклад А. Л. Тахтаджяна о современных перспективах развития систематики, принял важное решение о дальнейшем усилении и развитии этой науки в нашей стране. Осуществляя эти решения, необходимо помнить о том, что развитие новых методов и направлений в систематике может оказаться успешным только в том случае, если одновременно будут обеспечены необходимые условия для сохранения и дальнейшего роста крупных систематических коллекций и если будет обеспечена преемственность в подготовке кадров систематиков — знатоков основных систематических групп.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 III 1972).

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.55 (47+57)

РЕЗОЛЮЦИЯ СОВЕЩАНИЯ ПО ОЧЕРЕДНЫМ ЗАДАЧАМ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ И ИТОГАМ РАБОТ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ СТАЦИОНАРОВ (30 XI—3 XII 1971) [1]

THE CONFERENCE ON THE URGENT TASKS OF THE BIOGEOCOENOLOGICAL STATIONS; THE RESOLUTION (30 XI—3 XII 1971)

Проблемы биогеоценологии, охватывающие главное направление экологического изучения природных систем и их антропогенной трансформации, приобретают в настоящее время в связи с возрастающим воздействием человека на биосферу особенно большое и актуальное значение. Выявление закономерностей формирования и динамики природных биогеоценозов (элементарных сухопутных экосистем) и их изменений под влиянием человека, а также разработка научных основ и методов прогноза и управления ими является одной из центральных задач международной научной программы «Человек и биосфера».

В нашей стране необходимость развития биогеоценологических исследований диктуется прежде всего задачами рационального и эффективного освоения естественных ресурсов, четко поставленными в решениях XXIV съезда КПСС. Биогеоценологические исследования по своему существу направлены на фундаментальную разработку научной теории рационального использования земель, вод и всех биологических ресурсов, эффективной эксплуатации лесов, освоения болот и заболоченных территорий, сохранения и воспроизводства чистой воды, создание и управление рекреационными зонами отдыха и лечения, целенаправленное преобразование природы, сохранение и улучшение естественной среды. Таким образом, эти научные исследования имеют государственно важное значение.

Как первоначальные истоки, так и наиболее разработанные современные научные направления биогеоценологических исследований заложены и развиты в нашей стране и связаны более всего с именем академика В. Н. Сукачева. Именно поэтому советская наука обладает наиболее целостной научной теорией биогеоценологии, наибольшим методическим опытом в проведении этих исследований и огромной накопленной научной информацией для всех главных типов природных экосистем. Важное значение для дальнейшего подъема биогеоценологических исследований имели принятые Постановление Президиума АН СССР № 588 от 11 июня 1970 г. и Решение Секции химико-технологических и биологических наук от 11 I 1971.

В настоящее время в СССР происходит энергичная разработка коренных теоретических вопросов биогеоценологии (проблемы целостности и устойчивости биогеоценологических систем, пространственной и функциональной организации их, а также их динамики, системного подхода к биогеоценозам, математического моделирования экологических систем и их важнейших блоков). Все шире развертываются биогеоценологические исследования, имеющие решающее значение для всестороннего выяснения обмена и превращения веществ и энергии, совершающихся внутри этих экологических систем. Исследованиями биогеоценологического характера охвачены тундры, леса, болота, луга, степи, пустыни и пресноводные водоемы. В ходе этих исследований накапливаются важные материалы о радиационном балансе и гидрометеорологических особенностях среды, составе, структуре, динамике растительного и животного компонентов биогеоценозов, физических, химических и биологических свойствах почв, динамике современных почвенных процессов и режимов, трофических уровнях, первич-

[1] Совещание было проведено в Ленинграде Научным советом по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны» (АН СССР), Советским национальным комитетом по проведению международной биологической программы, Всесоюзным ботаническим обществом, Всесоюзным географическим обществом и Всесоюзным обществом почвоведов.

Хроникальные сообщения о настоящем совещании опубликованы в Известиях АН СССР, серия географическая (1972, № 2) и в Журнале общей биологии (1972, № 4).

ной и вторичной продуктивности и многих других явлениях, свойственных различным биогеоценозам, без которых невозможны исследование и оценка потоков вещества и энергии, связывающих биогеоценотические компоненты в целостные и сложные биокосные системы.

Важнейшей и наиболее отвечающей современным задачам формой биогеоценологических исследований являются многолетние стационарные разносторонние наблюдения и эксперименты в естественных и измененных под воздействием антропогенных факторов биогеоценозах, а также в культурных биогеоценозах, существующих в тех же условиях экотопа, что и предыдущие, с количественной оценкой связей, процессов и регулярных механизмов и с использованием регистрирующей автоматической аппаратуры.

Все эти наиболее важные и общие задачи и особенности современного состояния биогеоценологических исследований в нашей стране ясно проявились и подтвердились в ходе работы настоящего совещания. Его главными задачами было: 1) рассмотреть достигнутый уровень развития советской биогеоценологии и ее современные задачи; 2) проанализировать основные научные результаты работ биогеоценологических стационаров в нашей стране; 3) сделать попытку упорядочить основную научную терминологию в области биогеоценологии и биологической продуктивности; 4) информировать о главных международных программах экологических исследований.

По общему мнению участников совещания, эти задачи были в целом успешно решены. Работа совещания проходила активно и полноценно, в ней приняло участие до 450 специалистов, представляющих многочисленные научные и научно-производственные учреждения биологического и географического профиля. Зал заседания совещания был заполнен во время всех четырех дней его работы, что говорит о высокой активности всех участников и о достаточно успешно составленной и выполненной программе совещания. Так, в ходе совещания был заслушан обзорный доклад Е. М. Лавренко об основных путях изучения живой части биогеоценозов. В интересных докладах И. П. Герасимова с соавторами, М. И. Будыко, Н. В. Дылиса были изложены новые прогрессивные научные подходы в области биогеоценологии; в докладах А. А. Ничипоровича, М. С. Гилярова, Т. В. Аристовской освещены те важные разделы советской биогеоценологии, которые нуждаются в особом внимании и усилении. По вопросам унификации научных терминов были подготовлены исходные материалы для дискуссии В. Д. Александровой и В. М. Понятовской с соавторами. В ходе работы совещания очень важные обзоры по работе зональных групп биогеоценологических стационаров были представлены Н. И. Пьявченко, Т. А. Работновым, К. С. Ходашовой, Н. В. Дылисом, Н. Т. Нечаевой, а также информационные сообщения представителей большинства стационаров; на последнем заседании ценные информационные сообщения были сделаны И. П. Герасимовым, Л. Е. Родиным и Н. В. Дылисом. Совещание считает необходимым поблагодарить всех указанных лиц за сделанный ими вклад в работу.

Обширность и ценность научной информации, представленной участниками совещания по итогам работ многих десятков стационаров, расположенных во всех зонах нашей страны, создали благоприятные возможности для проведения разносторонней дискуссии и принятия нижеследующих решений.

1. Основной задачей биогеоценологических исследований продолжает оставаться изучение материально-энергетических связей и обменов между компонентами биогеоценозов. Эти исследования должны базироваться на системном анализе. Однако полноценная разработка этой задачи в сильной степени затруднена почти на всех существующих биогеоценологических стационарах недостаточно развернутыми работами по изучению их гетеротрофной части. Необходимо усиление этих исследований, на что следует обратить внимание всех соответствующих учреждений и Научного совета по проблемам биогеоценологии АН СССР, которому следует наметить и провести необходимые мероприятия для преодоления указанного пробела.

2. Для дальнейшего успешного развития общей теории биогеоценологии и прежде всего для решения наиболее актуальных задач научно-практического характера на всех основных стационарах необходимо развернуть наряду с анализом природных биогеоценозов, в которых связи компонентов носят устойчивый, длительной эволюцией выработанный характер, исследование экологических систем, нарушенных хозяйственной деятельностью человека, и искусственно создаваемых биогеоценозов полей, лугов, лесных насаждений и др.

3. Следует признать весьма важным разработку вопросов пространственных связей биогеоценотических систем, определяющих целостность и единство биогеоценотического покрова Земли и ее крупных частей.

4. В результате обсуждения научных и практических результатов работ биогеоценологических стационаров, расположенных в различных природных зонах страны, совещание считает необходимым принять указанные в приложениях специальные решения: по тундровым и лесотундровым биогеоценозам (приложение № 1), по болотным биогеоценозам (приложение № 2), по лесным биогеоценозам (приложение № 3), по луговым и степным биогеоценозам (приложение № 4), по пустынным биогеоценозам (приложение № 5).

5. Совещание признает крайне необходимым значительное усиление материальной базы всех стационаров биогеоценотического характера, находящихся в ведении различных ведомств, для чего поручает Научному совету по проблемам биогеоценологии специальными письмами обратить внимание руководителей соответствующих учреждений на неотложную поддержку биогеоценологических исследований на базах, находящихся в их ведении.

6. Совещание констатирует высокую активность ряда секций Совета: по болотным биогеоценозам (председатель секции Н. И. Пьявченко), по луговым и степным биогеоценозам (председатель Т. А. Работнов), по пустынным биогеоценозам (председатель Н. Т. Нечаева) и плодотворность проведения их рабочих совещаний непосредственно на территории крупных стационаров и рекомендует практиковать их и далее.

7. Совещание отмечает, что современная сеть биогеоценологических стационаров на территории нашей страны создавалась стихийно, по инициативе отдельных ученых и на основе творческого энтузиазма соответствующих коллективов. Вследствие этого распределение стационаров на территории страны характеризуется как положительными особенностями, так и существенными недостатками. Созданные стационары в ряде случаев достигли выдающихся результатов, проявив разнообразие творческих индивидуальностей в научных подходах и направлениях изучения различных типов биогеоценозов. Но распределение их по территории страны характеризуется большой неравномерностью, большинство же из функционирующих стационаров не приобрело пока достаточно полного научного профиля.

Ввиду этого совещание поручает Научному совету по проблемам биогеоценологии провести работу по составлению перспективного генерального плана развития и размещения биогеоценологических стационаров на территории СССР, руководствуясь необходимостью создания сети опорных или базисных комплексных стационаров (научных станций полного научного профиля) и сети специализированных стационаров. Совещание считает, что большинство существующих стационаров представляют собой исходную базу для создания вышеуказанной сети стационаров, однако в большинстве случаев существующие стационары нуждаются в усилении, укреплении и модернизации.

8. Совещание считает целесообразным в целях упорядочения и унификации рекомендовать к использованию в научной литературе определенную систему терминологии, относящуюся к основным понятиям биогеоценологии, обсужденную настоящим совещанием (см. приложение № 6).

9. Совещание считает необходимым издание цикла работ классиков отечественной литературы, являющихся предтечей и основоположниками современной биогеоценологии, и поручает Научному совету по проблемам биогеоценологии подбор и публикацию ряда сборников из работ В. В. Докучаева, В. Р. Вильямса, А. Н. Северцева, Г. Н. Высоцкого, В. И. Вернадского, Л. С. Берга, А. А. Григорьева, Б. Б. Полынова и других выдающихся отечественных ученых.

10. Необходимо скорейшее опубликование материалов настоящего совещания. Наряду с публикацией хроникальных обзоров работы совещания и настоящих решений в журналах биологического и географического профиля рекомендуется скорейшее опубликование обзорных, проблемных и тематических докладов, а также обзоров работ зональных биогеоценологических стационаров. Совещание рекомендует также включить новейшие методические материалы, представленные на совещание, в состав методического руководства, подготавливаемого к изданию.

11. Учитывая результаты проведенного совещания, посвященного наземным биогеоценозам, совещание признает необходимым организовать в возможно более близком времени аналогичное совещание по вопросам взаимосвязи сухопутных и водных экосистем.

12. В связи с тем, что биогеоценологические исследования имеют комплексный, междисциплинарный характер и проводятся на многих стационарах совместно силами научных учреждений и вузов биологического и географического профилей (в частности, академическими институтами, относящимися к Секции химико-технологических и биологических наук и к Секции наук о Земле), совещание считает необходимым превращение Научного совета по проблемам биогеоценологии в научно-координационный орган, подчиненный двум секциям АН СССР — Секции химико-технологических и биологических наук и Секции наук о Земле. Совещание рассчитывает, что это мероприятие повысит крайне важную организационную роль Совета в развитии и проведении биогеоценологических исследований в нашей стране. В связи с этим совещание считает желательным усиление состава Совета для обеспечения в нем представительства всех научных и научно-практических учреждений, заинтересованных в развитии биогеоценологических исследований.

13. Исходя из всего вышеизложенного совещание считает необходимым поставить вопрос перед Президиумом АН СССР и Государственным комитетом Совета Министров по науке и технике о включении основных работ по биогеоценологии в государственный план научных исследований, а также о возможно более тесной увязке этих исследований с работами, которые будут проводиться по новой международной научной программе «Человек и биосфера».

ПРИЛОЖЕНИЕ № 1

ИТОГИ РАБОТ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ТУНДРЫ И ЛЕСОТУНДРЫ

I. На двух тундровых (Таймырский биогеоценологический стационар БИН АН СССР, п. Тарея; Таймырский комплексный стационар биолого-почвенного факультета МГУ, п. Агапа) и двух лесотундровых (стационары «Харп» и «Ходыта» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Таймырский лесотундровый стационар

«Ары-Мас») стационарах, о работе которых были сделаны сообщения на совещании, проделана большая работа по изучению тундровых биогеоценозов.

В связи с тем, что углубленные стационарные исследования до последнего времени в тундровой зоне не проводились, на всех стационарах первоэтапной задачей явилась инвентаризация основных компонентов биогеоценозов, включая косную и биокосную среду, фито- и зоокомпоненты. В настоящий момент значительная часть этих исследований закончена; особенно подробные исследования в этом отношении были проведены на Таймырском биогеоценологическом стационаре («Тарея»).

II. Несмотря на значительные биогеоценологические исследования, проведенные на тундровых и лесотундровых стационарах, необходимо отметить, что еще многие аспекты изучения структуры и функций тундровых биогеоценозов представлены на стационарах недостаточно, и следует обратить внимание на ряд организационных и научных недочетов, устранение которых могло бы усилить и совершенствовать биогеоценологические исследования на Крайнем Севере.

а) Существующие стационары охватывают лишь подзоны (зоны) лесотундры и типичной тундры только в некоторых секторах Арктики.

Необходима организация стационаров в арктической тундре и зоне полярных пустынь, а также в различных по типу климата (континентальный, океанический) секторах тундровой зоны.

б) Следует отметить недостаточную активность стационаров в отношении экспериментальных исследований. Как правило, преобладают направления исследований с использованием чисто описательных методов, что связано с отсутствием на стационарах лабораторных помещений и баз, а также со слабым снабжением стационаров научно-техническим оборудованием.

в) Недостаточно увязаны работы на стационарах с практическими запросами по эксплуатации воспроизводимых ресурсов суши Крайнего Севера, с проблемами оленеводства, охотничье-промыслового хозяйства и т. д. Необходимо включение в планы работ стационаров таких тем, разработка которых давала бы теоретические основы для развития соответствующих отраслей народного хозяйства.

г) На большинстве стационаров в настоящее время проводятся краткосрочные сезонные (два-три месяца в году) исследования, в то время как многие проблемы требуют для своего решения постановки круглогодичных исследований.

д) Недостаточное внимание на стационарах уделяется охране природы как биогеоценологической проблеме.

е) Необходимо ускорить на стационарах переход от описательного, инвентаризационного этапа к работам по выявлению основных звеньев круговорота вещества и потоков энергии в тундровых биогеоценозах.

III. Программа исследований многих стационаров имеет существенные пробелы; в связи с этим следует включать в программу как обязательные разделы нижеследующие исследования.

а) Постановка круглогодичных климатологических (мезоклиматических и микроклиматических) исследований, включающих помимо стандартных наблюдений изучение динамики снежного покрова и сезонного оттаивания и возобновления мерзлоты, радиационного и теплового баланса различных типов биогеоценозов. Сюда же можно включить гидрологическое и криолитологическое изучение биогеоценозов.

б) Изучение продуктивности как путем изучения годичной динамики и прироста фитомассы, так и методами учета фотосинтезирующей деятельности растений.

в) Выяснение КПД различных биогеоценозов в зависимости от структуры растительного покрова и условий произрастания растений.

г) Изучение водного баланса тундровых ценозов.

д) Изучение основных групп сапрофитных компонентов с учетом роли их в разложении надземной и подземной фитомассы.

е) Изучение сезонной и разногодичной динамики численности и миграций основных групп позвоночных и беспозвоночных животных и средообразующего влияния их на биогеоценозы.

ж) Необходимо усиление работ, направленных на ликвидацию белых методических пятен в биогеоценологических исследованиях, наличие которых (определение годичного прироста мхов, лишайников, подземных и надземных частей многолетних трав, полукустарничков и кустарничков и т. д.) препятствует получению относительно точных данных, необходимых для построения баланса вещества и энергии в биогеоценозах.

з) По возможности полный учет всех видов животных и растений (конкретных флор и фаун) в районе стационара.

IV. Неполнота программы работ отдельных стационаров в значительной мере объясняется невозможностью осуществить весь круг исследований специалистами того учреждения, которое создало стационар, и слабым привлечением специалистов других учреждений. Необходимо усилить комплексирование различных учреждений для биогеоценологических исследований на стационарах, а также обмен специалистами между различными стационарами.

V. Необходимо обратить внимание на усиление синтеза данных, полученных отдельными специалистами, работающими на стационаре. Необходима стандартизация учетных данных, получаемых на разных стационарах, с целью обеспечить возможность сравнения результатов их работ, в том числе и зарубежных. Необходимо совершенство-

вание форм биогеоценологического синтеза, в том числе математических. Чрезвычайно важны ускорение обработки материалов и быстрейшая публикация их.

VI. Развитие серьезных биогеоценологических исследований на Крайнем Севере в значительной степени тормозится слабой технической обеспеченностью стационаров. Необходимо кардинально усилить материально-техническую базу стационаров, обеспечив их лабораторной и жилой площадью, транспортными средствами, экспедиционным снаряжением и современным научным оборудованием.

VII. Обязательным условием успешной биогеоценологической работы на стационарах является заповедание опытной территории стационаров, которое может осуществляться в разной форме (административный землеотвод, учреждение заповедника и т. п.).

ПРИЛОЖЕНИЕ № 2

ИТОГИ РАБОТ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ БОЛОТ

1. Широкое развитие в СССР мелиорации избыточно увлажненных земель требует неотложно глубокого изучения взаимосвязей всех компонентов, входящих в состав болотных объектов и заболоченных территорий, которое создает теоретическую базу для рационального и высокоэффективного освоения и использования их в сельском и лесном хозяйстве; учитывая это, совещание признает необходимым всемерное дальнейшее расширение и укрепление сети стационаров по комплексному изучению болотных биогеоценозов с охватом в первую очередь областей, перспективных для народнохозяйственного своения.

2. В целях усиления и повышения уровня изучения водного компонента биогеоценозов на болотных стационарах рекомендовать научным учреждениям системы Академии наук СССР и других ведомств направить через Научный совет по проблеме биогеоценологии АН СССР предложение Управлению гидрометслужбы СССР об организации болотных станций в районах деятельности и намеченной организации стационаров в целях совместного проведения на них биогеоценологических исследований.

3. Учитывая важность своевременного внедрения научных достижений в производство, предложить научно-исследовательским институтам и другим учреждениям, ведущим комплексные исследования на болотных биогеоценологических стационарах, укреплять деловые связи и творческое содружество с проектными и производственными организациями мелиоративного профиля, а также с сельскохозяйственными и лесными предприятиями, заинтересованными в использовании мелиоративных земель, привлекая их к обсуждению, проверке в производстве и дальнейшему использованию результатов работ болотных стационаров, имеющих важное практическое значение.

4. Одобрить работу Секции биогеоценозов болот Научного совета по проблеме биогеоценологии АН СССР, отметить полезность практикуемых периодических научно-методических совещаний ее членов и оказать Секции поддержку в публикации тематических сборников и других материалов по изучению болотных биогеоценозов.

ПРИЛОЖЕНИЕ № 3

ИТОГИ РАБОТ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛЕСОВ

На лесных стационарах биогеоценологического направления круг тем и вопросов, решаемых в настоящее время, очень широк и затрагивает изучение функций и связей растений, животного населения, микроорганизмов, почвы, особенностей радиационного и теплового режимов, увлажнения в зависимости от возраста насаждений и направления сукцессий. Год от года накапливается все больше материалов по первичной и вторичной продуктивности лесных биогеоценозов, фракционной структуре и химизму, продукции, количеству и ходу отмирания биомассы и скорости ее разложения, роли различных групп гетеротрофной фракции биоценоза в превращении вещества и др. Эти материалы имеют очень большую ценность для сравнительной биогеоценологии.

На этих материалах В. Н. Сукачевым в основном разрабатывалась общая теория биогеоценоза. На изучении лесных биогеоценозов были отработаны программно-методические вопросы биогеоценологического изучения живой природы, а также выработаны оптимальные формы организации стационарных биогеоценологических исследований. На анализе лесных биогеоценозов в значительной степени основаны успехи в изучении вопросов структурно-функциональной организации биогеоценотических систем, обменных связей между их компонентами, особенно между растительностью и почвой, энергетического потока и его преобразования растительным компонентом, внутреннего климата биогеоценозов и ряда других. На примере лесных биогеоценозов сделаны попытки подойти к разработке наиболее сложных проблем биогеоценологии — динамики и классификации биогеоценозов.

Наряду с этим в работе лесных биогеоценологических стационаров имеются и весьма существенные недостатки. Прежде всего обращает на себя внимание то, что программа, тематика и направленность работ различных стационаров существенно разнятся, и получаемая от них информация имеет очень различный биогеоценологиче-

ский интерес. В работе одних стационаров явно преобладает лесоводственное направление, в других — почвенное, ботаническое. На одних стационарах исследования ведутся по широкой программе с отчетливой биогеоценологической ориентацией, на других — по отрывочной, неполной, недостаточно устремленной и комплексной. Особенно страдают исследования гетеротрофной части лесных биогеоценозов. Причин этому много. Большое значение имеют ведомственная принадлежность и целевое назначение станций, поскольку очень немногие из них были учреждены как специально биогеоценологические. Нахождение же лесного стационара при почвенных учреждениях, естественно, дает крен в работах станции в сторону анализа почвы, ее свойств и места в общей системе биогеоценоза; при ботанических узкоспециализированных институтах направленность исследований больше связывается с изучением растительности и т. д. Значение в тематическом разнообразии стационаров, изучающих лесные биогеоценозы, имеет различная обеспеченность их необходимыми специалистами для осуществления полного комплекса исследований и различная обеспеченность оборудованием, приборами, помещениями. Нельзя, естественно, рассчитывать на получение данных о микробном населении почв, если нет оборудованной лаборатории или квалифицированного специалиста.

Наконец, немалое значение в этом отношении имеет также индивидуальный, профессиональный интерес руководителей стационаров.

Очень существенным недостатком является определенная тематическая изолированность исследований, проводимых на большинстве функционирующих станций, что свидетельствует об отсутствии биогеоценологической устремленности в организации установления связей исследований, проводимых различными специалистами. Задача биогеоценологического изучения природы заключается в раскрытии и оценке связей, взаимодействий различных компонентов и факторов биогеоценоза, обусловливающих его целостность, устойчивость и работу, поэтому и постановка исследований, и результаты работ должны находиться в органической связи и быть согласованными. Необходимо неуклонное внедрение в сознание всех участников комплексных исследований биогеоценотического восприятия природы, необходимости повседневной проверки своего мышления и своих исследовательских действий с точки зрения поисков взаимной связи изучаемых тел и явлений.

ПРИЛОЖЕНИЕ № 4

ИТОГИ РАБОТ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛУГОВ И СТЕПЕЙ

I. На всех степных и луговых стационарах, доклады которых были обсуждены на совещании, получены ценные данные для более углубленного познания луговых и степных биогеоценозов. Много ценного на этих стационарах получено по вопросам методики биогеоценологических исследований травяных биогеоценозов.

II.Ознакомление с докладами о результатах комплексных исследований, проведенных на пяти степных и трех луговых стационарах, дает основание для следующих выводов, на основе которых могут быть сделаны рекомендации по улучшению исследований травяных биогеоценозов.

а) Комплексные биогеоценологические исследования проводятся лишь для северных вариантов степей. Необходимо организовать стационары для биогеоценологического изучения более южных степей.

б) Сеть стационаров, на которых проводятся биогеоценологические исследования лугов, очень ограничена. Наряду с этим существует ряд стационаров, где ведутся исследования луговой растительности и луговых растений (эколого-физиологические исследования), иногда в сочетании с наблюдениями над климатом (включая фитоклимат и пр.). Целесообразно расширить программу исследований на таких стационарах в направлении увеличения комплексности, привлекая к исследованиям почвоведов, зоологов, микробиологов и других специалистов.

в) На большинстве стационаров исследования травяных биогеоценозов проводились без учета или без суточного учета использования их как кормовых угодий. Неизучаются формы использования, перспективные в ближайшем будущем. Ни на одном стационаре не изучаются травяные биогеоценозы, используемые как пастбища. Все это существенно ограничивает возможности использования результатов биогеоценологических исследований для выводов, значимых в производстве. Целесообразно рекомендовать проведение исследований травяных биогеоценозов на трех фонах воздействия: 1) обычный, практикуемый в настоящее время в производстве; 2) средний по интенсивности использования с применением мер улучшения умеренной интенсивности (внесение на лугах минеральных удобрений, включающих N 60 кг/га); в) перспективный, с применением мер улучшения высокой интенсивности (внесение на лугах минеральных удобрений, включающих N 200 кг/га); целесообразно рекомендовать комплексирование биогеоценологических исследований (даже не в полном их объеме) с исследованиями, проводимыми сельскохозяйственными опытными учреждениями по разработке приемов улучшения кормовых угодий.

г) Сроки основных наблюдений по изучению динамики первичной продуктивности, отмирания, фенологического состояния организмов и т. д. необходимо согласовывать со сроками и кратностью использования травостоев. При публикации результатов наблюдений обязательно указание, при каких формах использования и воздействия че-

ловека они получены, так как продуктивность травяных биогеоценозов одного и того же типа существенно изменяется в зависимости от характера и интенсивности использования его человеком.

д) Ни на одном из стационаров, доклады которых были рассмотрены на совещании, программу исследований нельзя признать достаточно полной. В связи с этим следует признать целесообразным включение в программу исследований изучение ряда вопросов.

1. Изучение радиационного и теплового баланса с проведением для этой цели соответствующих актинометрических и метеорологических наблюдений. На степных биогеоценозах необходимы наблюдения над снеговым покровом.

2. Определение первичной продуктивности с учетом ее расходования: а) на дыхание, б) биотрофизм, в) отчуждение человеком, г) переход в опад.

3. Выяснение КПД и зависимости его от структуры травостоя (индекса листовой поверхности и распределения ее по вертикали), а также от условий произрастания растений, определяемых в том числе и воздействием человека.

4. Изучение первичной продуктивности с учетом экобиоморфного состава травостоев, возрастных спектров ценотических популяций и структуры первичной продукции.

5. Выяснение значения в энергетике биогеоценозов других автотрофов (помимо трав), а именно водорослей и мхов.

6. Изучение водного баланса, в том числе выяснение расходования воды на эвапотранспирацию, сток и проникновение в глубь почвы за пределы досягаемости корнями, а также определение эвапотранспирационного коэффициента в зависимости от формы и интенсивности использования и других воздействий человека (применение удобрений, орошения).

7. Изучение баланса элементов минерального питания травянистых растений, в особенности азота. Значение влияния на азотный режим (азотофиксация, минерализация мертвого органического вещества, иммобилизация и потери азота) форм использования биогеоценозов и других воздействий человека.

8. Изучение средообразующего влияния зоокомпонентов.

9. Изучение основных групп сапротрофных компонентов (животных, грибов, бактерий, актиномицетов), их участия в минерализации отмерших надземных и подземных органов растений в зависимости от формы использования и других воздействий человека с учетом возможности абиотической минерализации. При пастбищном использовании необходимо изучение копротрофных компонентов.

III. На большинстве стационаров недостаточно удовлетворительно осуществляется синтез данных, полученных отдельными специалистами, принимающими участие в комплексном исследовании. Необходимо совершенствование форм организации биогеоценологических исследований и методов синтеза (в том числе математических) для получения синтетических характеристик изученных биогеоценозов.

IV. Несмотря на значительные успехи в разработке методов биогеоценологического исследования травяных биогеоценозов, для изучения некоторых вопросов еще нет достаточно точных методов. Это, в частности, относится к изучению подземной части ценозов (определение энергетических затрат на дыхание подземными органами травянистых растений, разделение подземных органов на живые и отмершие, определение прироста подземных органов).

ПРИЛОЖЕНИЕ № 5

ИТОГИ РАБОТ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПУСТЫНЬ

1. В пустынной зоне на станциях (Репетекской песчано-пустынной Туркменской Академии наук, Кзылкумской геоботанической Узбекской Академии наук и трех стационарах Академии наук Казахской ССР — Приаральском, Тукумском и Чуилийском) необходимо добиваться организации комплексных биогеоценологических исследований по полной программе, а на остальных стационарах продолжить изучение основных «узлов» биогеоценозов в соответствии с требованиями науки и практики.

2. Развивать изучение жизненных форм растений и животных организмов — их морфологии, биологии, продуктивности (у растений надземных и подземных органов) в целях уточнения их роли в пустынных сообществах, подбора наиболее перспективных видов для обогащения растительного покрова (лесов и пастбищ) и животного мира, закрепления песков и разработки мероприятий по биогенной регуляции животных организмов.

3. Усилить исследования в области определения продукции биомассы и ее энергетики (в первую очередь фитомассы), охватив основные биогеоценозы.

4. Самое серьезное внимание уделить изучению антропогенных вариантов пустынных биогеоценозов и разработке мероприятий по их охране, обогащению и повышению продуктивности путем применения приемов рационального использования. В целях углубления биогеоценологических исследований и быстрейшего выхода их в практику при изучении биогеоценозов все параметры определять: а) в заповедных условиях, б) на используемой в хозяйстве территории и в) в улучшенных массивах. Практиковать экспериментальные исследования с нормированием антропогенных воздействий (выпаса скота и др.).

5. Обеспечить длительную работу стационаров и станций в целях получения длинных рядов наблюдений численности и годичной продукции растений и животных (в связи с метеорологическими и другими условиями), разработки методов прогнозирования урожайности пастбищ, численности вредителей и других с применением математических методов обработки материалов.

6. Охватить биогеоценологическими исследованиями культурные ландшафты аридной зоны.

ПРИЛОЖЕНИЕ № 6

ОСНОВНЫЕ ТЕРМИНЫ, ОТНОСЯЩИЕСЯ К УЧЕНИЮ О БИОСФЕРЕ И БИОГЕОЦЕНОЗЕ, РЕКОМЕНДУЕМЫЕ СОВЕЩАНИЕМ ДЛЯ УПОТРЕБЛЕНИЯ В УКАЗАННОМ НИЖЕ СМЫСЛЕ

Биосфера или современная биосфера — одна из земных оболочек, сфера, где ныне обитает или может существовать жизнь. В биосферу входят тропосфера (до высоты, куда проникают споры растений и микроорганизмов), воды мирового океана и суши и верхняя часть литосферы (до глубины проникновения хемотрофных бактерий). Толщина биосферы более 20 км. Синоним: экосфера (Cole, 1958). Понятие биосферы в этом объеме соответствует лишь части этого понятия, развитого В. И. Вернадским (1926), который различал наряду с современной биосферой также и преобразованные жизнью в течение длительных геологических эпох, но не населенные ныне живыми существами слои субстратосферы и части стратисферы (былые биосферы).

Биогеоценотический покров (Сукачев, 1964) — слой наибольшего средоточия живых существ. Включает растительный и почвенный покровы и их животное население с окружающей средой и водоемы, населенные живыми организмами. Мощность биогеоценотического покрова измеряется на суше метрами или десятками метров, а иногда и дециметрами (в крайних условиях существования доходя до сантиметров); в морях и океанах ее мощность выше, чем на суше. Синонимы: фитогеосфера суши (Лавренко, 1948, 1949), биогеосфера (Дылис, 1964), витасфера (Тюрюканов и Александрова, 1969); близкие понятия: эпигенема (Аболин, 1914), биогеносфера (Забелин, 1963).

Биогеоценоз (Сукачев, 1942, 1945 и др.) — функционально-хорологическая единица биогеоценотического покрова, определяемая площадью одного фитоценоза. Это — биокосная система, осуществляющая с помощью своих живых компонентов запасание и трансформацию энергии и биологический круговорот веществ, система, обладающая в пределах занимаемого ею пространства более или менее гомогенной или гомогенномозаичной структурой; близкие понятия: микрокосм (Forbes, 1887), эпиморфа (Аболин, 1914), элементарный ландшафт (Полынов, 1925), голоцен (Friederichs, 1930), эпифация (Раменский, 1938), выдел фации (Сочава, 1970) и др.

Экосистема (Tansley, 1935) — совокупность живых существ и неживых компонентов их среды, связанных между собой процессами взаимного обмена веществом и энергией. Экосистема — безранговое, широкое понятие, применимое к любым биокосным объектам, где наблюдаются упомянутые связи (от одного организма с его средой до биосферы в целом). Экосистема в границах одного фитоценоза тождественна биогеоценозу.

Примечание. Рекомендация к применению означенных терминов для наиболее общих понятий, относящихся к учению о биосфере и биогеоценозе, не препятствует употреблению других терминов, выражающих более частные понятия, относящиеся к этой области.

УДК (47+57) 006.3[581.9+581.524.4 : 551.4322

ПЯТОЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ (БАКУ, ИЮНЬ 1971)

L. I. IVANINA. THE 5TH ALL-UNION CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF EXPLORATION AND UTILIZATION OF THE FLORA AND VEGETATION OF HIGH-MOUNTAIN AREAS. (BAKU, JUNE 1971)

Организация ботанических работ в высокогорных районах СССР занимает видное место в деятельности Всесоюзного ботанического общества. Начиная с 1958 г., комиссия по изучению высокогорий регулярно организует всесоюзные совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, привлекающие широкий круг участников — ботаников, географов и представителей родственных наук, работающих в различных союзных республиках. Наряду с обменом опытом научной работы, координацией исследований, определением дальнейших путей их разви-

тия, созываемые Всесоюзным ботаническим обществом совещания служат делу ознакомления ботаников с растительным миром различных высокогорных районов СССР. Совещания проводятся в различных научных центрах Советского Союза (Ленинград, Тбилиси, Фрунзе, Душанбе, Львов, Ужгород), что способствует развитию инициативы местных научных коллективов и скорейшему ознакомлению научной общественности с результатами новейших исследований.

В соответствии с решением Четвертого Всесоюзного совещания Пятое Всесоюзное совещание было созвано в г. Баку в последней декаде июня 1971 г. Оно было организовано Всесоюзным ботаническим обществом совместно с Институтом ботаники АН Азербайджанской ССР, проделавшим большую подготовительную работу к проведению совещания и последовавших за ним ботанических экскурсий. Благодаря энергии азербайджанских ботаников, в особенности академика АН Азерб. ССР М. Г. Абуталыбова и зам. директора Института ботаники В. Д. Гаджиева, к открытию Совещания был издан сборник тезисов 130 докладов, объемом 12 п. л. («Пятое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий», изд. «Элм». Л.—Баку, 1971. Редакция: М. Г. Абуталыбов, В. Д. Гаджиев, Л. И. Иванина, Г. М. Ладыгина, А. И. Толмачев).

В сессии участвовало более 200 представителей 17 городов и 45 научно-исследовательских и других учреждений страны.

На пяти пленарных заседаниях было заслушано 44 доклада, осветивших следующие вопросы: изучение флоры высокогорий различных частей Кавказа, Средней Азии, Карпат, Сибири и Дальнего Востока; общие проблемы геоботанического изучения высокогорий; использование высокогорной растительности в народном хозяйстве; охрана верхнего предела лесной растительности на горных склонах; экология, физиология биохимия и биофизика растений.

Совещание открыл вице-президент Академии наук Азерб. ССР акад. **М. А. Топчибашев**. Он остановился на работах по изучению растительного покрова Азербайджана и задачах в этой области, Топчибашев подчеркнул важность исследований высокогорий в связи с задачей укрепления кормовой базы животноводства Азербайджана и решением других практических вопросов. Он тепло приветствовал участников бакинского Совещания, отметив большое значение тесного содружества представителей ботанических коллективов различных советских республик.

Об итогах деятельности ботаников-высокогорников за период от Четвертого до Пятого Совещания и задачах ботанического изучения высокогорий СССР доложил председатель комиссии ВБО по изучению высокогорий **А. И. Толмачев** (Ленинград). Он подчеркнул, что работа ботаников-высокогорников отличается широкой тематикой и большим разнообразием — от детальной характеристики систематического состава флоры до экспериментального изучения биохимии и биофизики растений в крайних условиях существования, сочетанием и взаимной увязкой различных направлений исследований.

В свете решений XXIV съезда КПСС особенно актуальное значение приобретают ботанические работы по изучению кормовой базы животноводства, развитие которого, особенно в республиках Закавказья и Средней Азии, в значительной степени зависит от разумного использования летних, высокогорных, пастбищ. Громадное практическое значение имеют также работы по изучению древесной растительности у верхнего предела ее распространения. В цепи мероприятий по охране природы сохранение горных лесов как накопителей влаги, регуляторов стока и защиты почвенного покрова имеет значение, далеко выходящее за пределы собственно высокогорных районов.

Для дела изучения высокогорий и использования его результатов большое значение имеет своевременное опубликование научных трудов. В этом направлении Всесоюзному ботаническому обществу в содружестве с республиканскими ботаническими центрами удалось сделать довольно много. И все-таки имеет место некоторое отставание публикации научных трудов, как и обработки собираемых материалов, от их накопления. На эту сторону дела нам надо обратить повышенное внимание при планировании наших работ.

В заключение Толмачев приветствовал всех участников Совещания и горячо поблагодарил азербайджанских ботаников и руководителей Академии наук Азерб. ССР за теплый прием и большую работу по подготовке Совещания.

Из докладов по изучению флоры высокогорий отметим обстоятельное сообщение **В. Д. Гаджиева** и **З. В. Вагабова** (Баку) о флоре высокогорий Малого Кавказа. Они отметили богатство флоры изучаемого района и наличие большого числа эндемичных видов (по сравнению с флорами соседних республик Закавказья), охарактеризовали элементы этой флоры, жизненные формы и др.

Ряд работ, доложенных на Совещании, характеризуется применением таких современных методов, как исследования по «биосистематике», изучение конкретных флор, фитоценотический и ареалогический анализ и др. Специальные исследования в этой области выполнялись в различных районах Кавказа, Средней Азии и Карпат. **А. Л. Харадзе, З. И. Гвинианидзе** и **М. Ф. Давлиниадзе** (Тбилиси) провели кариологическое изучение альпийских растений Большого Кавказа и привлекли полученные данные для выяснения процессов флорогенеза. **Л. С. Хинтибидзе** (Тбилиси) на основе ареалогического анализа флор ксерофитного комплекса Южной Грузии охарактеризовала историю ее развития. О флористическом изучении высокогорных болот Армении в тесной связи с геоботаническими исследованиями сообщил **А. М. Барсегян** (Ереван), затронувший вопрос о древности отдельных фитоценозов. На основе исследований в районе Анзобского перевала (Гиссарский хребет) **Н. Г. Калеткиной** (Душанбе) был

проведен фитоценотический анализ и анализ жизненных форм. **В. И. Чопик** (Киев) охарактеризовал эндемизм флоры Карпат; им была изложена весьма интересная подробно разработанная классификация эндемов.

Теме неотенических преобразований растений в высокогорьях был посвящен доклад **И. Т. Васильченко** (Ленинград). Случаи проявления неотении были использованы автором для выявления некоторых филогенетических связей в родах *Ranunculus*, *Malus* и др.

При обсуждении вопросов формирования флор высокогорий были привлечены материалы по изучению споровых растений. **У. К. Маматкулов** (Душанбе) осветил результаты ботаникогеографического анализа лиственных мхов Памиро-Алая. Докладчик проводил изучение кариотипов, выявил интересные полиплоидные формы мхов. Новые данные о систематическом составе лишайников высокогорного пояса были приведены в докладе **В. С. Новрузова** (Баку).

Оживленную дискуссию участников сессии вызвал доклад **В. Е. Аветисян** (Ереван), в котором были затронуты вопросы объема таксонов горной флоры. В результате пересмотра некоторых полиморфных видов автор пришел к заключению, что ряд ранее описанных близкородственных видов следует рассматривать как подвиды или формы. **И. В. Вайнагий** (Львов) и **А. Л. Харадзе** в своих выступлениях подчеркивали важность тщательного изучения признаков видов, выяснения наследуемости их признаков, необходимость четкого определения позиции автора по вопросу о таксономических категориях, всестороннего изучения популяций и т. п.

Большой интерес вызвал доклад **В. В. Скрипчинского, Ю. А. Дударя, Л. И. Поляковой, Вл. В. Скрипчинского** и **Г. Т. Шевченко** (Ставрополь) о развитии растений природной и культурной флоры по высотному профилю северного склона Кавказа и Предкавказья. Они изучили около 50 видов на серии участков на высотах 240—630—1330—2050—2350 м над ур. м. Применение полива и притенения позволило добиться успешного роста и плодоношения ряда видов высокогорных растений в условиях Ставрополья.

В области геоботанического изучения высокогорий выявился большой интерес к экобиоморфам горных массивов. Наблюдения над экобиоморфами дают возможность глубже проанализировать историю и закономерности формирования растительного покрова. Эта тема была всесторонне освещена в докладе **Л. И. Прилипко** (Баку). Автор в связи с характеристикой флористического состава растительных формаций различных горных массивов Азербайджана проанализировал состав экобиоморф и выявил закономерности их распределения по различным поднятиям (в зависимости от высоты местности и др.). Были освещены количественные соотношения в разных районах монокарпиков, монополикарпиков, поликарпиков и др. Установлено, например, что с увеличением высоты роль поликарпиков в фитоценозах возрастает, а монокарпиков уменьшается.

В. В. Скрипчинский в своем выступлении подчеркнул, что изучение монокарпиков и поликарпиков в горных условиях, где имеется большое разнообразие экологических ниш, весьма интересно и в дальнейшем такого рода наблюдения следует проводить в большем масштабе. **И. Х. Блюменталь** (Ленинград) предложил при разборе экобиоморф обращать особое внимание на влажность и на термические условия. А. И. Толмачев подчеркнул правильность подхода Л. И. Прилипко к вопросу о происхождении полукустарников.

Результаты сравнения экобиоморф отдельных растений на предгорной и высокогорной ступенях Гиссаро-Дарваза сообщили **Н. П. Акульшина** и **О. Н. Елманова** (Душанбе).

Особое внимание было уделено исследованиям, связанными с верхней границей лесной растительности. Практическая значимость этих работ сочетается с рядом теоретических проблем. В докладе **М. Ю. Халилова** и **Р. Б. Шекилева** (Баку и Кахский лесхоз) шла речь о сниженном положении современной верхней границы леса в северо-западной части Азербайджана и возможности ее поднятия (при условии проведения лесокультурных работ и категорического запрещения пастьбы скота, при содействии естественному возобновлению леса и др.). О состоянии высокогорных дубрав южного макросклона Большого Кавказа сообщил **Г. О. Адыгезалов** (Закаталы). Он выступил с предложением о проведении комплекса мер, касающихся охраны и восстановления этих лесов. В докладе **Н. Г. Васильева** и **В. А. Розенберга** (Владивосток) были освещены итоги изучения поясности и верхней границы леса на Курильских островах. **К. Д. Мухамедшин** (Фрунзе) всесторонне охарактеризовал можжевеловые леса Тянь-Шаня и указал зоны возможного восстановления естественных границ арчи.

С большим интересом заслушали участники сессии доклад **И. С. Сафарова** (Баку) о растительности Талыша, с которой многим из присутствовавших ботаников хотелось лично ознакомиться. Докладчик охарактеризовал географические, исторические и экологические особенности растительного покрова Ленкорани и сопредельных районов, остановился на ряде изменений в природе, связанных с деятельностью человека, и на значении охраны остатков реликтовых лесов Талыша. О процессах изменения растительности в верхнегорной ступени лесного пояса на Северо-Западном Кавказе рассказала **К. Ю. Голгофская** (Майкоп). Она осветила эндэкогенетические, гологенетические, катастрофические и зоогенные смены растительных группировок.

В следующей группе докладов основное внимание исследователей было обращено на состояние биологической продуктивности горных луговых ценозов. **А. И. Маилов** (Баку) доложил результаты многолетней работы по изучению сезонных изменений продуктивности надземной и подземной фитомассы горнолуговых растений и ценозов

Большого Кавказа. На основе изучения продуктивности многочисленных ассоциаций высокогорно-луговой растительности Малого Кавказа **З. В. Вагабов** (Баку) установил, что общая фитомасса колеблется от 336.5 ц/га (осоковые ассоциации) до 395.3 ц/га (злаково-разнотравные ассоциации).

Большое внимание было уделено использованию высокогорной растительности в народном хозяйстве. **И. П. Шван-Гурийский** (Фрунзе) охарактеризовал состояние высокогорных пастбищ Киргизии за период 1850—1970 гг. Особого внимания требует то обстоятельство, что за последние 30 лет урожайность пастбищ главным образом из-за более интенсивного их использования снизилась на 25—30%. В первую очередь, подчеркнул докладчик, надо улучшать весенне-осенние пастбища, так как случаи массовой гибели скота наблюдаются всегда весной; следует разделить пастбища на загоны и упорядочить пастьбу на них. На основе изучения в Армении клевера красного *Trifolium medium* L. в культуре **В. П. Балян** (Ереван) сделала вывод, что он перспективен для создания долголетних сенокосов и пастбищ, особенно в травосмесях (в частности, для подсева и посева на эродированных склонах).

Б. Н. Головкин (Кировск) доложил о степени приживаемости на Крайнем Севере (в Полярно-альпийском ботаническом саду) растений высокогорий Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока. Выносливость интродуцированных видов была рассмотрена им в зависимости от широты и диапазона высотного распространения и характера их ареала. Свои наблюдения и интересные выводы о семенном размножении растений в условиях карпатского высокогорья сообщил **И. В. Вайнайгий** (Львов). Были проанализированы данные о соотношении между потенциальной плодовитостью и семенной продуктивностью, о жизнеспособности, энергии прорастания, по динамике всхожести и др.

Вопросы физиологии растений в крайних условиях существования были рассмотрены **Г. Ш. Нахуцришвили** (Тбилиси). Он осветил итоги исследований (совместно с **Н. Тулашвили** и **Л. Хецуриани**) по фотосинтезу и водному режиму растений Центрального Кавказа; были выделены группы экобиоморф. **К. П. Рахманина** (Душанбе) изложила результаты проводимых ею исследований водного режима в многоярусном фитоценозе остепненного луга Гиссарского хребта (выс. 2400 м над ур. м) в различные периоды вегетации растений.

Ряд докладов был посвящен действию УФ радиации на растительный мир. Итоги исследований радиационного и теплового баланса естественных ценозов Черногоры в связи с изучением биологической продуктивности основных экосистем высокогорий Карпат были сообщены в докладе **А. П. Коваленко** (Львов). При определении составляющих теплового баланса им выявлены значительные различия в величинах затрат тепла на испарение, турбулентный теплообмен и потоки тепла в почвах на разных участках.

А. Эргашевым, З. Н. Абдурахмановой и **Ю. С. Насыровым** (Душанбе) изучалось влияние высокогорной УФ радиации на интенсивность фотосинтеза и состав меченых продуктов кратковременного фотосинтеза у представителей высокогорного местного растения *Lathyrus mulkak* и интродуцированного гороха.

Результаты определений загрязнения пастбищ Восточного Памира радиоактивным Sr^{90} сообщены **З. Б. Тюрюкановой** и **С. Сабоевым** (Москва и Хорог). Установлено, что пустынные полукустарнички характеризуются высоким содержанием Sr^{90} (за счет поступления из воздуха и почвы). Работы **И. Г. Завадской** и **Е. И. Денько** (Ленинград) показали, что при обезвоживании засухоустойчивых растений Восточного и Западного Памира происходит повышение резистентности клеток к действию высокой и низкой температуры.

На последнем заседании с заключительным словом выступил **В. Д. Гаджиев.** Он отметил большую целеустремленность участников совещания в решении поставленных задач, интересные выступления и дискуссии по докладам.

Во время пребывания в г. Баку участники Совещания ознакомились с ботаническим садом, лабораториями и гербарием (расположенным в новом здании) Ботанического института АН Азерб. ССР, а также с историческими памятниками культуры азербайджанской столицы и ее окрестностей на Апшеронском полуострове. Хорошее впечатление оставила непродолжительная, но весьма содержательная экскурсия в пос. Мардакяны, в дендропарк института (бывшая опорная станция Всесоюзного института растениеводства). Здесь экскурсанты ознакомились с опытными участками плодовых, декоративных, масличных и других растений, с лабораторией, в которой проводятся интенсивные исследования по выявлению полезных веществ у культурных и дикорастущих растений.

25 июня 67 участников Совещания выехали (на автобусах) в двух направлениях для проведения двух трехдневных экскурсий.

Одна группа поехала на Малый Кавказ по маршруту Баку—Кировобад—оз. Гейгёль (расположенное в лесном поясе на высоте около 1700 м на ур. м.) и оз. Моралгёль (на границе лесного и субальпийского поясов), а обратно в Баку вернулась через южную часть отрогов Большого Кавказа (г. Шемаха). Экскурсией руководили бакинские ботаники А. И. Маилов и З. В. Вагабов. В Кировобаде большое содействие экскурсии оказали местные ботаники во главе с В. Ш. Кулиевым. В необычайно красивых окрестностях вышеупомянутых озер (образовавшихся более 800 лет назад на месте завалов рек Ахсу и Шамлычай) внимание экскурсантов было привлечено пышно развитой травянистой растительностью. На лесных полянах и опушках особо выделялись *Lilium monadelphum* M. Bieb., *Campanula latifolia* L., *Pedicularis condensata* M. Bieb., *Grossheimia macrocephala* (Muss.-Puschk.) Sosn. et Takht., *Trifolium trichocephalum*

M. Bieb., *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. и др. Крутые склоны оз. Маралгёль были покрыты красочным субальпийским лугом, на котором произрастали растения с синими и голубыми цветками — *Campanula collina* M. Bieb., *C. oblongifolia* (C. Koch) Char., *C. aucheri* A. DC., *Veronica gentianoides* Vahl, с розовыми и красными цветками — *Pyrethrum roseum* (Adam) M. Bieb., *Betonica grandiflora* Willd. и др. Около 10 лет назад, до организации заповедника, здесь были низкотравные сильно вытоптанные и засоренные пастбища.

Вторая экскурсия (в составе 43 человек) выехала из Баку в Ленкорань. Сначала ее путь проходил через знойные и пыльные прикаспийские полупустыни и пустыни, затем через зеленые поля Муганской степи и, наконец, по Ленкоранской низменности вблизи предгорий Талыша. На первой короткой остановке около г. Сальяны вдоль дороги на солонцеватой почве экскурсанты собрали *Lagonychium farctum* (Banks et Soland.) Bobr., *Lycium ruthenicum* Murr., *Frankenia hirsuta* L., *Salsola dendroides* Pall. Руководителями экскурсии были известные ботаники-дендрологи И. С. Сафаров и Л. И. Прилипко.

В г. Ленкорани ботаникам оказали большое внимание представители райкома КПСС и сотрудники лесхоза и Гирканского заповедника. К концу того же дня (25 июня) участники экскурсии отправились на машинах в ур. Итсы-Су (в 15 км от города) знакомиться с гирканским лесом. Минуя опушку леса (сильно поврежденную пастьбой скота и стоянками автомашин), занятую разреженной рощей старых деревьев железного дерева *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., зарослями ежевики *Rubus raddeanus* Focke, мушмулы *Mespilus germanica* L. и другими растениями, экскурсанты вышли к подножью склона с густым и темным железняково-дубовым лесом. Здесь многое казалось необычным и чрезвычайно интересным для посетивших Талыш в первый раз: причудливо сросшиеся ветви и пятнистые стволы железного дерева (с плодами-коробочками, цветки были в феврале), цельные серовато-зеленые листья деревьев каштанолистного дуба *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., большие деревья *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., лианы *Smilax excelsa* L., *Hedera pastuchovii* Woronow, пышные экземпляры папоротника *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., по склону виднелись красные плоды *Arum orientale* M. Bieb., крупные листья *Primula heterochroma* Stapf и др. Большая часть экскурсантов быстро поднялась по довольно крутому и темному склону, покрытому дубовым лесом, а небольшая группа флористов осталась гербаризировать в нижней части склона, более богатой различными видами.

На следующее утро (26 июня) экскурсия продолжалась по долине р. Ленкорань в глубину Талышских гор по направлению к с. Лерик и Диабарской котловине. Участники ее познакомились с особенностями климата Талыша: с поднятием в горы количество осадков и влажность значительно уменьшаются (если в нижней части количество осадков достигает 1700 мм, то в верхней, высокогорной части оно не превышает 400—300 мм). Между 20 и 30 км пути начался сравнительно мало нарушенный горный талышский лес с характерными гирканскими породами. Кроме деревьев, встреченных накануне в ур. Итсы-Су, здесь росли *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth (с необычайно длинными женскими сережками и маленькими плодами), *Diospyros lotus* L., *Ficus hyrcana* Grossh., *Acer velutinum* Boiss. и другие древесные растения, а из травянистых среди кустарников привлекли *Hypericum androsaemum* L., *Oxalis corniculata* L., *Viola caspica* Freyn, *Digitalis nervosa* Steud. et Hochst. и др. Выше появились безлесные поляны, и при подъеме на водораздел (по пути в Лерик) всюду виднелись распаханные поля. На самом перевале имелся лишь небольшой островок различных видов дубов (*Q. castaneifolia*, *Q. macranthera* Fisch. et Mey., *Q. iberica* Stev. и, по-видимому, гибриды между двумя последними). Автобусы с экскурсантами спустились в Лерикскую котловину и доехали до живописной тенистой старой кладбищенской рощи дзельквы, расположенной между с. Лерик и с. Джангамираном, а затем после непродолжительной остановки, использованной ботаниками для фотографирования и сбора растений, участники экскурсии возвратились в Ленкорань.

Утром (27 июня), проехав недалеко на юг до чайного совхоза «Аврора», экскурсанты достигли Гирканского заповедника (обойдя большое водохранилище совхоза). На небольшой (около 50 га) территории заповедника находится уникальный по флористическому составу и жизни гирканский низовой лес, не так давно покрывавший всю Ленкоранскую низменность и сохранившийся (благодаря энергичным заботам азербайджанских ботаников-энтузиастов) только здесь. Экскурсанты вошли в темный высокоствольный лес, в котором имеются почти все сохранившиеся в настоящее время гирканские породы третичного периода — *Parrotia persica*, *Albizzia julibrissin* Durazz. (единично), *Quercus castaneifolia*, *Fraxinus coriariifolia* Scheele, *Pterocarya pterocarpa*, *Alnus barbata* и др. На стволах деревьев и кустарников нередко встречались лианы: *Hedera pastuchovii*, *Smilax excelsa*, *Periploca graeca* L., *Tamus communis* L., *Vitis hyrcanica* Vass. Среди деревьев росли небольшие заросли иглицы *Ruscus hyrcanus* Woronow, кусты *Crataegus microphylla* Koch. Из травянистых растений привлекли внимание *Circaea lutetiana* L., *Amblyocarpum inuloides* Fisch. et Mey., *Primula heterochroma*, *Carex remota* L., *C. digitata* L. и другие осоки, а из папоротников — *Dryopteris raddeana* Fomin (эндем Талыша), *Polystichum lobatum* (L.) C. Presl, *Phyllitis scolopendrium*, *Asplenium trichomanes* L. и др. Экскурсанты отметили нарушения режима заповедника, которые сильно сказывались на состоянии его растительности. После закрытия совещания в редакцию «Бакинский рабочий» было послано письмо «Надо сберечь неповторимый уголок природы», опубликованное 4 августа 1971 г. Кроме того, президиум ВБО обратился по этому поводу с письмом в Президиум АН Азерб. ССР и вскоре был получен положительный ответ.

После осмотра заповедника маршрут экскурсии был продолжен на юг до пограничного г. Астара. На этом пути среди облесенных склонов гор виднелись розово-серые пятна отцветающей ленкоранской акации, а по сторонам дороги привлекали внимание небольшие заросли гранатника *Punica granatum* L. — остатки естественных насаждений, не так давно проходивших здесь сплошной полосой.

На обратном пути из Астары в Ленкорань и из Ленкорани в Баку (на окраине Ленкоранской низменности) экскурсия останавливалась около водоемов для сбора водноболотной растительности.

Участники Совещания остались очень довольны его результатами, проведенными экскурсиями, своим пребыванием в Азербайджане. Они отметили большое гостеприимство своих азербайджанских коллег.

Л. И. Иванина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 XII 1971).

РЕЗОЛЮЦИЯ ПЯТОГО ВСЕСОЮЗНОГО СОВЕЩАНИЯ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ

(г. Баку, июнь 1971 г.)

За три года, прошедшие после Четвертого Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения растительного мира высокогорий (Душанбе, 1968), в ботанике произошли существенные изменения. Наряду с прогрессивным развитием ее классических отраслей, развиваются новые работы в области биохимии и биофизики растений, обогащается новыми приемами методика исследований, укрепляются связи между различными отраслями науки. Все это находит отражение в работах, посвященных изучению флоры и растительности высокогорных районов СССР, значение которых возрастает в особенности в связи с задачами развития кормовой базы животноводства и охраны природных богатств.

Пятое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, созванное Всесоюзным ботаническим обществом совместно с Отделением биологических наук и Институтом ботаники им. В. Л. Комарова Академии наук Азербайджанской ССР, состоялось в Баку 22—24 июня 1971 г. После него были проведены (25—27 июня) ботаникогеографические экскурсии в районы Малого Кавказа и в Талыш. В работах Совещания приняло участие более 200 ученых, представлявших многочисленные научные центры ряда союзных республик.

В Совещании участвовали как ботаники, давно зарекомендовавшие себя исследованиями в высокогорных районах СССР, так и молодые ученые, недавно включившиеся в эту работу.

Совещанию были представлены 130 докладов, тезисы которых были изданы в Баку к открытию Совещания, что весьма облегчало обсуждение стоявших на повестке дня вопросов. Непосредственно на заседаниях было заслушано 44 доклада. В помощь участникам экскурсий был издан краткий путеводитель по намеченным для них маршрутам.

1. Совещание отмечает, что за последние годы проделана значительная работа по изучению флоры и растительности высокогорий, по выявлению и использованию ценных для народного хозяйства растений и растительных ресурсов, изучению горных лесов, лугов и пастбищ. Разрабатывались основные принципы улучшения и рационального использования естественного растительного покрова. На основе стационарных опытных данных изучались вопросы, касающиеся путей круговорота веществ и энергии в биоценозах, освещались основные направления прогнозирования динамики растительности под влиянием различных режимов использования и в результате воздействий растений друг на друга при совместном обитании.

Вместе с тем имеются и недостатки. Из них следует отметить отсутствие должной координации внедрения в производство результатов исследований, имеющих практическое значение. Растительность и флора ряда значительных горных поднятий еще не изучена. Имеются случаи задержки обработки и опубликования результатов полевых исследований. Все еще недостаточно развернуты экспериментальные работы по физиологии, биохимии и биофизике растений высокогорий. Неудовлетворительно поставлено дело охраны природы, а также выявления растений, подлежащих охране. Недостаточна сеть стационарных пунктов по выращиванию ценных растений дикой флоры, особенно кормовых.

2. Совещание считает, что одной из актуальных задач ботаников горных республик и областей СССР является содействие укреплению кормовой базы животноводства как на основе проведения соответствующих научно-исследовательских работ, так и посредством участия научных сил в разработке решений руководящих хозяйственных органов. Громадное значение имеет регулирование выпаса скота: введение загонной системы выпаса с соблюдением строгой последовательности стравливания участков. Опыт ряда республик, особенно Киргизской ССР, указывает на необходимость общего регулирова-

ния поголовья скота, выпасаемого на определенных территориях с учетом того, что нерегулируемое количество его может приводить к подрыву кормовой базы и тем затруднять поддержание достигнутого уровня продуктивности пастбищ. Имеющиеся научные данные указывают на необходимость борьбы за чистоту горных пастбищ путем истребления вредных и несъедобных растений. Для повышения продуктивности пастбищ целесообразно широко применять поверхностное внесение удобрений.

3. Совещание придает большое значение мероприятиям по сохранению леса у его верхней границы в связи с широкой постановкой вопроса охраны среды обитания человека. Непродуманные мероприятия по использованию леса приводят к его ухудшению и создают массивы бросовых земель, непригодных как для восстановления леса, так и для устройства культурных пастбищ. Мероприятия по охране природы высокогорий в сочетании с планомерным ее использованием приобретают для гористых районов СССР особо важное значение ввиду многообразия их условий и вследствие того, что неправильное использование природных ресурсов нередко быстро вызывает отрицательные последствия.

4. Особого внимания заслуживает организация, а главное поддержание на высоком уровне существующих государственных заповедников. В частности, в условиях Азербайджанской ССР повышенного внимания заслуживает заповедник Гирканского низового леса в Ленкоранском районе.

5. Совещание считает необходимым широкое развитие работ по картированию растительности, сочетаемых со стационарным экспериментальным изучением типичных участков различных растительных сообществ.

6. Совещание подчеркивает, что наряду с различными специальными исследованиями сохраняют свое фундаментальное значение для развития всех ботанических работ флористические исследования, призванные последовательно освещать состав флоры всех высокогорий Советского Союза. Должно стремиться к скорейшему охвату исследованиями еще не затронутых ими возвышенностей (значительные пространства Центрально-Сибирского нагорья, большинство вулканов Камчатки, Корякское нагорье и др.). Надо принять меры к скорейшей обработке материалов и публикации результатов уже выполненных полевых исследований. Должны планомерно развиваться исследования по систематике высокогорных растений с применением как классических методов, так и ряда новых приемов исследований (цитосистематика, хемотаксономия, биометрический анализ материалов и др.).

Должно быть обращено особое внимание на расширение работ по изучению споровых растений высокогорных областей.

7. Заслуживают усиленного развития экспериментальные работы в области биофизики, биохимии и генетики растений, проводимые в специфических условиях высокогорий и призванные углубить наши знания о жизни растений в крайних условиях существования.

8. Совещание с благодарностью принимает к сведению приглашения Ставропольского отделения ВБО и Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства о проведении очередного Совещания по флоре и растительности высокогорий в г. Ставрополе и поручает бюро комиссии Всесоюзного ботанического общества по изучению высокогорий рассмотреть этот вопрос с учетом комплекса мероприятий, планируемых ВБО.

9. Совещание выражает искреннюю благодарность президиуму АН Азерб. ССР, Отделению биологических наук АН Азерб. ССР и Институту ботаники АН Азерб. ССР за большую подготовительную работу, хорошую организацию работ Совещания и гостеприимство, оказанное в связи с ним широкому кругу ботаников Советского Союза. Совещание благодарит райкомы КПСС и райисполкомы Ленкоранского и Кировобадского районов за содействие проведению ботаникогеографических экскурсий участников Совещания.

10. Совещание просит президиум АН Азерб. ССР и президиум ВБО принять зависящие от них меры по обеспечению опубликования трудов совещания.

УДК (063)58[633.2.031+633.2.033

НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЛУГОПАСТБИЩНЫМ РАСТЕНИЯМ ЗАБАЙКАЛЬЯ
(г. Улан-Удэ, 7—9 июля 1971 г.)

P. L. PETROVICH. THE CONFERENCE ON MEADOW-PASTURE PLANTS OF TRANS-BAIKAL REGIONS

Конференция была организована Министерством сельского хозяйства Бурятской АССР и Институтом естественных наук Бурятского филиала Сибирского отделения АН СССР. Ее целью был обмен опытом научных исследований лугопастбищных растений и практической работы по улучшению лугов и пастбищ.

В работе конференции приняли участие ученые Москвы, Ленинграда, Таллина, Смоленска, Иркутска, Читы, научные сотрудники и передовики луговодства Бурятии.

Конференцию открыл зам. председателя Совета Министров Бурятской АССР В. И. Дубровский. Он выразил признательность Сибирскому отделению Академии

наук СССР и его Бурятскому филиалу за организацию конференции в Бурятии, где основной отраслью сельскохозяйственного производства является животноводство, нуждающееся для своего развития главным образом в высокопродуктивных естественных кормовых угодьях.

На конференции проходили пленарные заседания и работали две секции — геоботаническая (руководители М. В. Ефимов и М. А. Рещиков) и по продуктивности растений и растительных сообществ (руководитель А. Г. Давыдов). Всего было заслушано 42 доклада.

На пленарном заседании были сделаны доклады заместителем министра сельского хозяйства Бурятской АССР **Т. Ф. Дубковой** — о состоянии лугопастбищного хозяйства в Бурятии, **Р. И. Тоомре** (Таллин) — о методике и технологии создания высокопроизводительных культурных пастбищ и приемов поддержания их высокого плодородия, **М. А. Рампиловой** (Улан-Удэ) — об эколого-биологических особенностях малопродуктивных лугов юго-западного Забайкалья.

В докладах на геоботанической секции отражены эколого-физиологические проблемы, имеющие не только теоретический интерес, но и определенное значение для сельскохозяйственного производства. Особый интерес вызвали доклады **А. А. Горшковой** (Иркутск) и **М. А. Рещикова** (Улан-Удэ), в которых раскрыты закономерности распространения и эколого-биологические особенности травянистых растений Бурятии и Читинской области.

На секции по продуктивности растений и растительных сообществ были обсуждены сообщения по методике изучения их продуктивности, данные наблюдений, имеющих практическое значение для сельскохозяйственного производства. Ряд сообщений был посвящен экспериментальным исследованиям работников сельского хозяйства по формированию высокопродуктивных ценозов.

Большой интерес участников секции вызвало сообщение **Я. Г. Лийв** (Таллин) — о закономерностях преобразования естественных растительных сообществ в культурные.

Для разработки методики исследований полезными были сообщения **В. М. Понятовской** и **Е. Д. Мирошниченко** (Ленинград). **Ю. М. Мирошниченко** (Ленинград) сделал сообщение о динамике продуктивности и отавности степных фитоценозов Монгольской Народной Республики.

Практический и научный интерес имели доклады о работах, проведенных в Бурятии: **П. Г. Соболева** — по созданию и использованию культурных пастбищ в опытно-показательном хозяйстве «Иволгинское», **Ю. Д. Харитонова** и **Т. Г. Бойкова** (Улан-Удэ) — о предварительных итогах изучения поедаемости, переваримости и питательной ценности степных трав и об эффективности применения минеральных удобрений на сухих степных пастбищах, а также доклады **Ф. С. Вороны, Ф. Б. Гармаева, К. И. Осипова** и **А. Б. Бутуханова** (Бурятская АССР) о научно-производственном опыте улучшения сенокосов.

Участники конференции приняли следующее решение. Для более полного и глубокого изучения растительного покрова и разработки научных основ по повышению урожаев на всей площади сенокосов и пастбищ в Забайкалье и, в частности, Бурятии необходимо: вести учет и картирование в среднем и крупном масштабе производственно перспективных кормовых угодий на единой методологической основе; расширить изучение эколого-физиологических факторов, способствующих повышению производительности природных фитоценозов; усилить введение в культуру ценных в кормовом отношении растений местной флоры и разработку научных основ ведения семеноводства трав; разработать научно-обоснованную систему улучшения и использования сенокосов и создания культурных пастбищ; решить в ближайшее время вопрос о подготовке на курсах агрономов по луговодству.

Участники конференции сочли целесообразным создание заповедника в предгорных и высокогорных степях Забайкалья.

П. И. Петрович.

Институт естественных наук
Бурятского филиала Сибирского
отделения Академии наук СССР,
г. Улан-Удэ.

(Получено 20 XII 1971).

XII МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС (ИНФОРМАЦИОННОЕ СООБЩЕНИЕ № 1)

XII INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (INFORMATIONAL REPORT № 1)

В соответствии с решением XI Международного ботанического конгресса (Сиэтл, США, 1969) XII Международный ботанический конгресс состоится в СССР (Ленинград, 1975). Для подготовки и проведения Конгресса создан Организационный комитет, возглавляемый следующими лицами: председатель А. Л. Тахтаджян (Ленинград); заместители председателя — А. А. Прокофьев (Москва), Ал. А. Федоров (Ленинград), Н. В. Цицин (Москва), А. А. Яценко-Хмелевский (Ленинград); ответственный секретарь — О. В. Заленский (Ленинград); ученый секретарь — Н. С. Снигиревская (Ленинград); секретарь — Б. А. Рыбалова (Москва).

Головными учреждениями, ответственными за подготовку к XII Международному ботаническому конгрессу, являются: в Ленинграде — Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, в Москве — Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, который курирует работы по физиологическим секциям Конгресса.

При Оргкомитете созданы следующие комиссии:

Программная комиссия (председатель О. В. Заленский).

Комиссия по научным экскурсиям (председатель А. И. Толмачев, заместитель председателя С. С. Иконников).

Комиссия по изданиям (председатель Е. М. Лавренко, заместитель председателя Д. В. Лебедев).

Выставочная комиссия (председатель И. В. Грушвицкий, заместитель председателя А. П. Белавская).

Кроме того, созданы различного рода рабочие группы, как например, по составлению картотеки адресов ботаников всех стран мира, которым рассылается информация о Конгрессе (председатель М. И. Лютова), по разработке эмблемы и памятного значка Конгресса (председатель И. А. Грудзинская), а также финансовая группа, группа по аренде помещений и др.

Программная комиссия при активном участии многих ботаников разработала проект научной программы Конгресса, утвержденный на заседании Оргкомитета 4 апреля 1972 г. Этот проект, начиная с августа, широко рассылается для обсуждения ботаникам Советского Союза, а ее английский перевод — ботаникам других стран.

В проекте намечена следующая секционная структура Конгресса:

1. Номенклатура	— председатель И. А. Линчевский.
2. Систематическая и эволюционная ботаника	— председатель А. Л. Тахтаджян.
3. Низшие растения (водоросли, грибы, лишайники)	— председатель Х. Х. Трасс.
4. Флористика и ботаническая география	— председатель Ан. А. Федоров.
5. Экологическая ботаника	— председатель Л. Е. Родин.
6. Структурная ботаника (цитология, эмбриология, анатомия, морфология)	— председатель А. А. Яценко-Хмелевский.
7. Онтогенез	— председатель М. Х. Чайлахян.
8. Метаболизм и его регуляция	— председатель А. Л. Курсанов.
9. Фотосинтез	— председатель А. А. Ничипорович.
10. Минеральное питание	— председатель З. И. Журбицкий.
11. Устойчивость к крайним условиям среды	— председатель П. А. Генкель.
12. Иммунитет	— председатель Б. А. Рубин.
13. Культурные растения и природные растительные ресурсы	— председатели П. И. Жуковский, Ал. А. Федоров.

14. История ботаники и ботаническая библиография — председатель С. Ю. Липшиц.
15. Охрана растительного мира — председатель Б. П. Колесников.

Предлагаемая секционная структура Конгресса не является окончательной; не исключена возможность ее некоторого изменения, в частности в сторону укрупнения секций. Это будет зависеть от тех критических замечаний и предложений, которые поступят в Программную комиссию после рассылки проекта программы. Окончательное секционное деление будет утверждено перед составлением 1-го Информационного циркуляра, рассылка которого предполагается в середине 1973 года.

Работа Конгресса будет состоять, с одной стороны, из специально организуемых симпозиумов с приглашением докладчиков, а с другой — из секционных заседаний, на которых будут заслушаны незапланированные доклады, поступающие от участников Конгресса. Продолжительность докладов на симпозиумах будет от 20 до 40 минут, в зависимости от широты и актуальности проблемы. На секционных заседаниях ввиду многочисленности заявок доклады будут неизбежно ограничены во времени. Предполагаются также пленарные сессии Конгресса. В проекте программы приводится предварительный список всех намеченных симпозиумов и секционных заседаний для каждой секции в отдельности и намечены их организаторы. Критические замечания по научной программе будут тщательно обсуждаться в Программной комиссии, а затем на пленарном заседании Оргкомитета с широким привлечением ботаников, не являющихся членами Оргкомитета. Окончательный вариант научной программы будет принят Оргкомитетом к моменту составления 2-го Информационного циркуляра, т. е. не позднее первого квартала 1974 года.

За несколько дней до официального открытия Конгресса начнется сессия Номенклатурной секции, на которой будут обсуждаться все предложения по Международному кодексу ботанической номенклатуры, в том числе и Международному кодексу ботанической номенклатуры для культурных растений.

За три дня до открытия Конгресса при Главном ботаническом саде АН СССР (Москва) откроется Пленарная сессия Международной ассоциации ботанических садов, президентом которой является академик Н. В. Цицин. Сессия будет посвящена главным образом проблеме интродукции и акклиматизации растений. Она закончит работу с таким расчетом, чтобы ее участники могли прибыть в Ленинград к открытию Конгресса.

Комиссия по научным экскурсиям при участии многих ботаников страны составила проект программы экскурсий. Основной их целью является ознакомление участников Конгресса со многими интересными особенностями флоры и растительности СССР, особенно лесных, степных и пустынных областей. Предполагается организовать специализированные экскурсии по фикологии, лихенологии, бриологии и палеоботанике.

В августе текущего года началась рассылка информационной почтовой карточки Оргкомитета с предварительной информацией о Конгрессе и его предполагаемой структуре. Рассылка карточки в основном закончится к концу года, но по некоторым дополнительным адресам будет продолжаться до конца января 1973 г. Все желающие получить дальнейшую информацию о Конгрессе заполняют карточку и возвращают ее в Оргкомитет не позднее 1 марта 1973 года.

Адрес Оргкомитета XII Международного ботанического конгресса: 197022, Ленинград, ул. проф. Попова, 2 Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР.

Адрес Подкомитета по физиологическим секциям: 127273, Москва, Ботаническая ул., 35, Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР.

Адрес Подкомитета по подготовке и проведению Пленарной сессии Международной ассоциации ботанических садов: 127276, Москва, Ботаническая ул., 4, Главный ботанический сад АН СССР.

Оргкомитет XII Международного ботанического конгресса.

September, 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

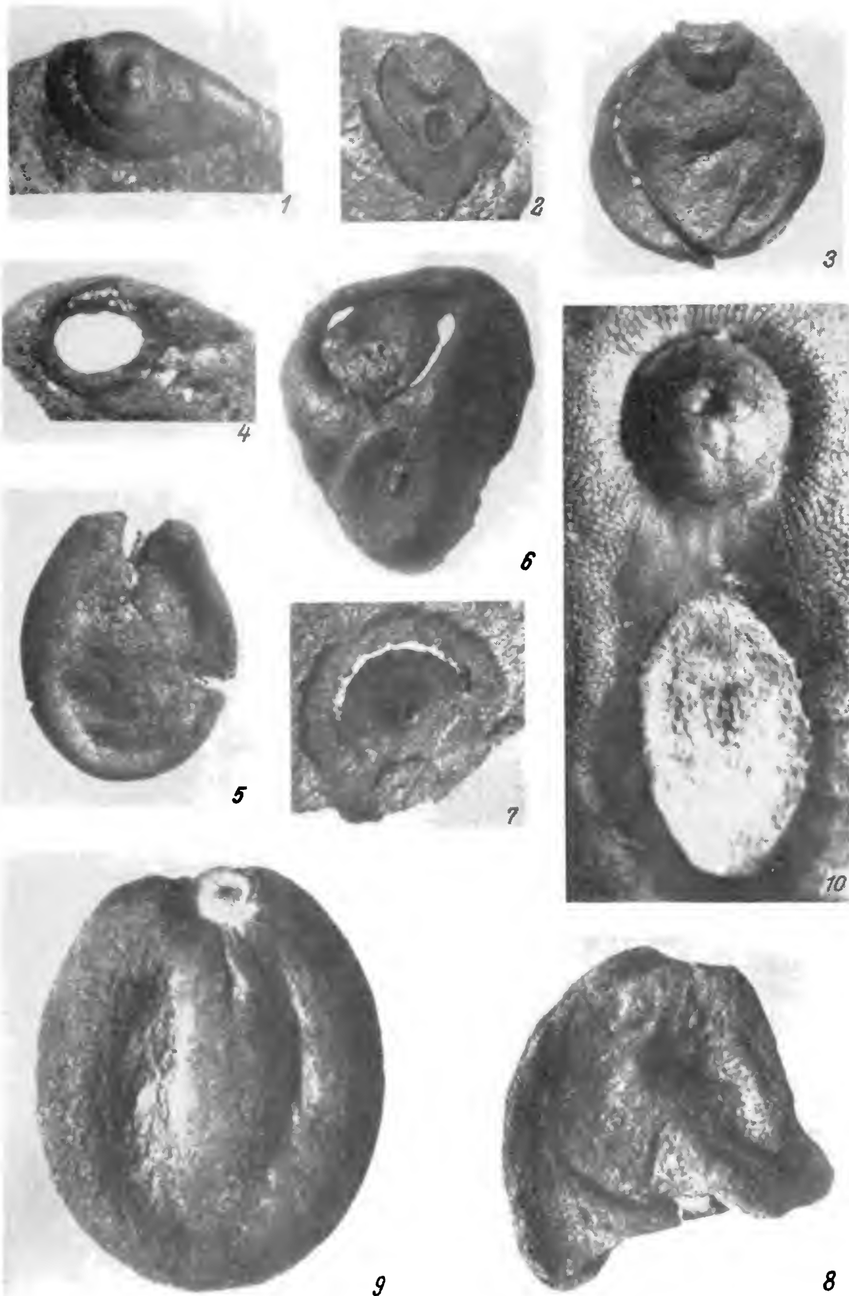


Таблица I

1—3 — ***Irtyshenia tenuicostata*** **(Dorof.) Dorof.;** *4—5* — ***Pseudoeuryale dravertii*** **Dorof.;** *6* — ***Pseudoeuryale tatarica*** **Dorof. et Kip.;** *7, 8* — ***Palaeoeuryale sukaczevii*** **(Dorof.) Dorof.;** *9* — ***Palaeoeuryale caucasica*** **Dorof.;** *10* — ***Euryale ferox*** **Salisb.;** *1, 2, 4, 6, 7, 10* — **крышечки (увел. 16);** *3, 5, 8, 9* — **семена (увел. 12);** *1—3, 7, 8* — **Лежанка на Иртыше, миоцен;** *4, 5* — **Исаковка на Иртыше, миоцен;** *6* — **Новый Мелекень, Татария, плиоцен;** *9* — **Адлер, плиоцен;** *10* — **современный вид.**

К стр. 1049

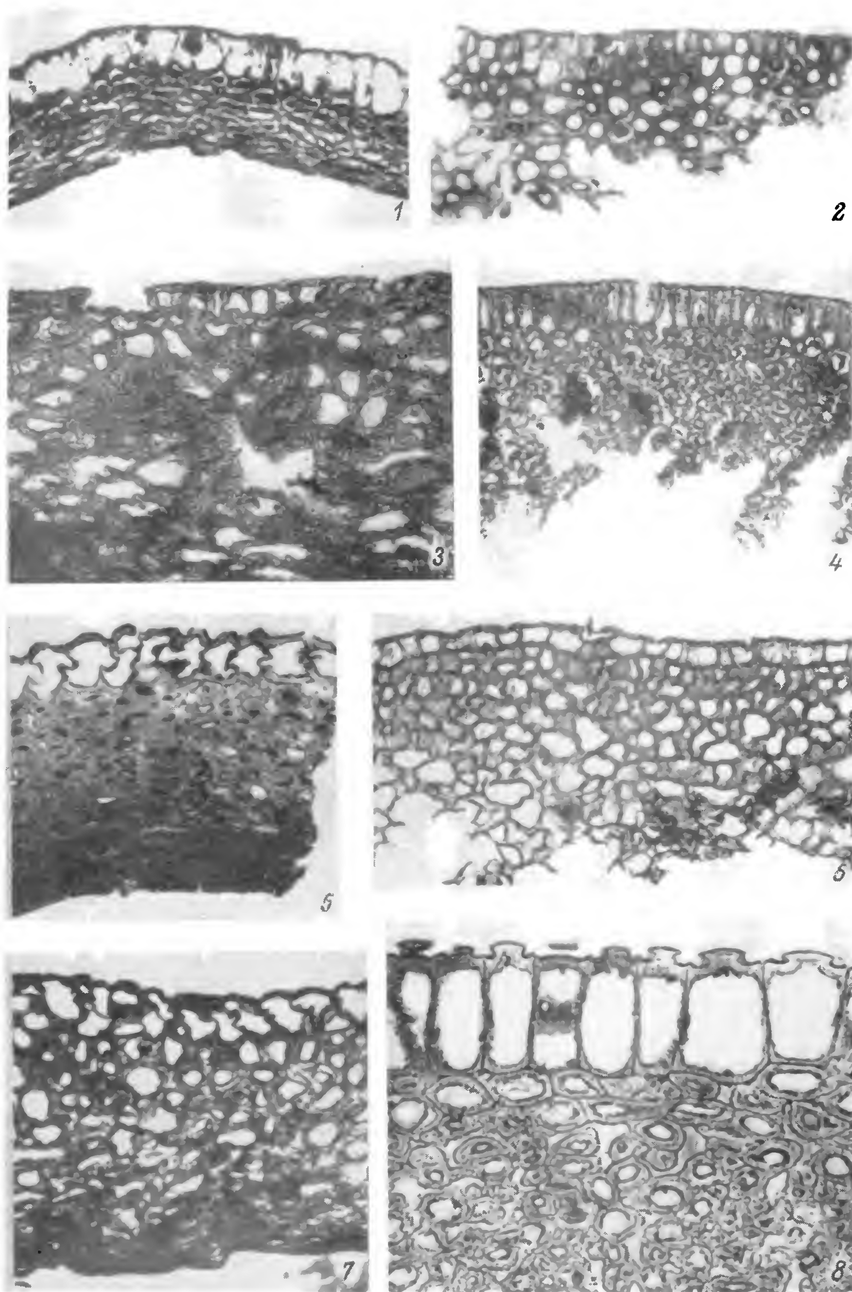
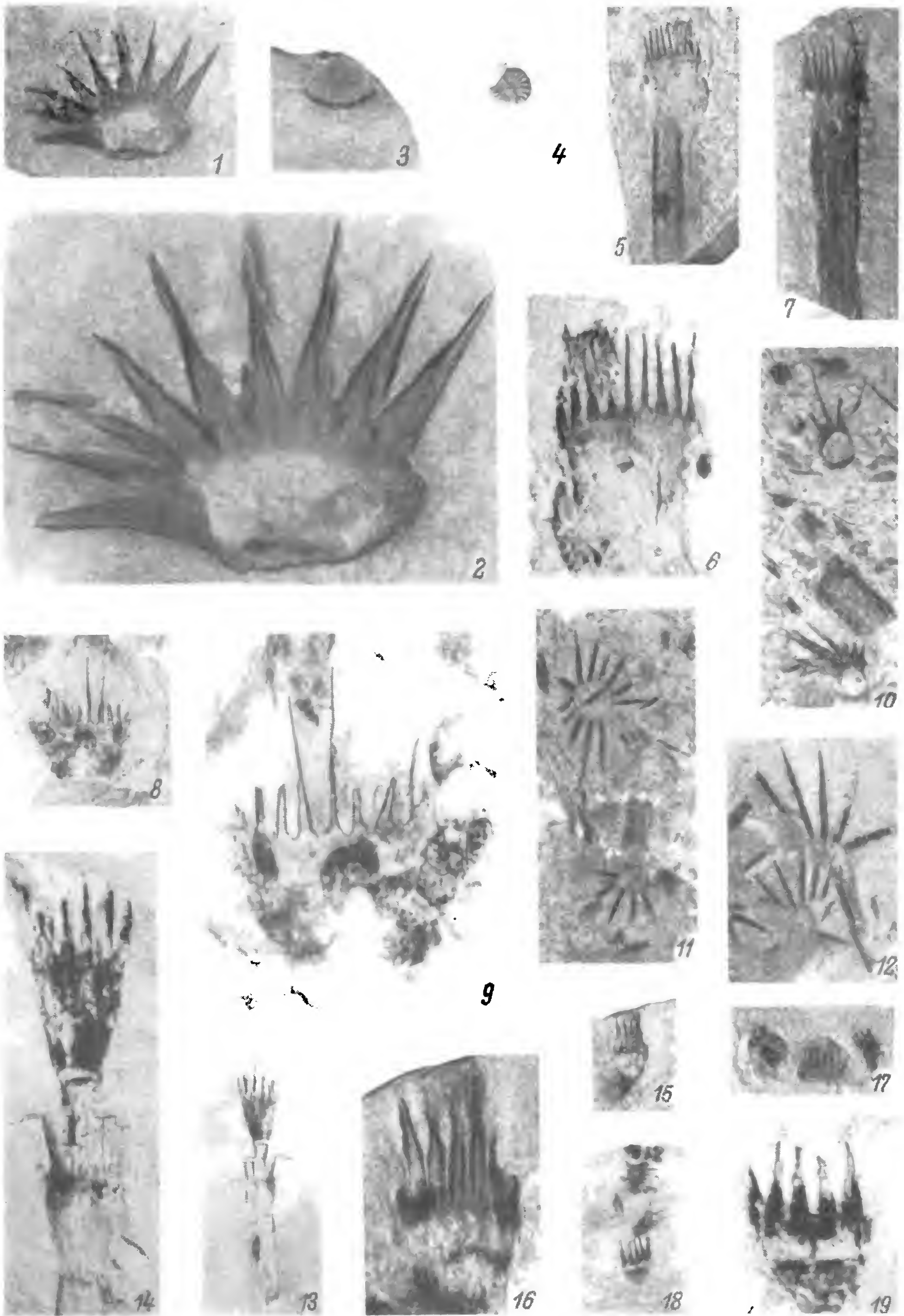


Таблица II

1 — *Irtyshenia tenuicostata* (Dorof.) Dorof. Лежанка на Иртыше, миоцен; *2* — *Pseudoeuryale dravertii* Dorof., Исаковка на Иртыше, миоцен; *3* — *Pseudoeuryale tatarica* Dorof. et Kip., Новый Мелекень, Татария, плиоцен; *4* — *Pseudoeuryale limburgensis* (C. et E. M. Reid) Dorof., Тегелен, Голландия, плиоцен; *5* — *Palaeoeuryale caucasica* Dorof., Адлер, плиоцен; *6* — *Pseudoeuryale europaea* (Weber) Dorof., Чекалин на Оке, миндель—рисс; *7* — *Palaeoeuryale sukaczevii* (Dorof.) Dorof., Лежанка на Иртыше, миоцен; *8* — *Euryale ferox* Salisb., современный вид. Везде спермодерма (увел. 100).



Equisetites vilujensis Kiritchk. sp. n.: *1* — развернутое листовое влагалище, голотип (р. Вилюй, обр. 133, натур. вел.); *2* — то же (увел. 2.5); *3* — узловая диафрагма (там же, обр. 133/3, натур. вел.) *Equisetites acmophyllus* Kiritchk. sp. n.: *4* — узловая диафрагма (р. Тюкян, обр. 335/1, натур. вел.); *5* — часть гладкого стебля с листовым влагалищем (там же, обр. 335/2, натур. вел.); *6* — то же (увел. 2.5); *7* — часть стебля с листовым влагалищем, голотип (р. Линде, обр. 27/1, натур. вел.); *8* — часть листового влагалища с игловидными концами свободных частей листьев (там же, обр. 27/2, натур. вел.); *9* — то же (увел. 2.5). *Equisetites lindensis* Kiritchk. sp. n.: *10* — сросшиеся основания листовых влагалищ, голотип (р. Линде, обр. 3051/4, натур. вел.); *11* — развернутые листовые влагалища (там же, обр. 3051/2, натур. вел.); *12* — часть листового влагалища с длинными свободными концами листьев (там же, обр. 3051/3, натур. вел.). *Equisetites dissimilis* Kiritchk. sp. n.: *13* — часть побега с бокаловидным листовым влагалищем, голотип (р. Вилюй, обр. 210, натур. вел.); *14* — то же (увел. 2.5); *15* — часть листового влагалища (р. Марха, обр. 634, натур. вел.); *16* — то же (увел. 4); *17* — часть листового влагалища (р. Вилюй, обр. 4660, натур. вел.); *18* — листовое влагалище (там же, 4660/2, натур. вел.); *19* — то же (увел. 4).

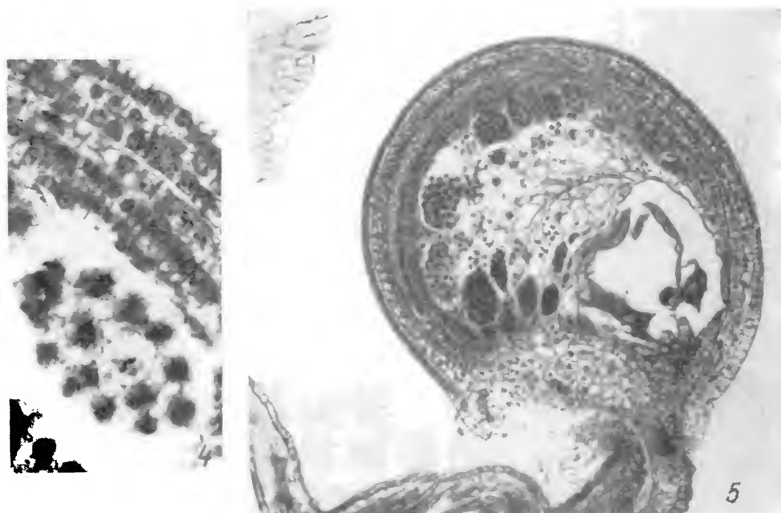


Рис. 4. Многоядерная клетка внутреннего интегумента с ядрами, делящимися синхронно.

Наверху видны 2 наружных мелкоклеточных слоя внутреннего интегумента и наружный трехслойный интегумент.

Рис. 5. Семяпочка *H. amplexicaulis* L. на стадии многоклеточного зародыша (объяснения в тексте).

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ф. Я. Петрова* и *А. И. Кац*

Сдано в набор 13 VI 1972 г. Подписано к печати 1/IX 1972 г. Формат бумаги 70×108 1/16. Печ. л. 10 1/2+2 вкл. (1/4 печ. л.)=15.05 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.25. Тип. зак. 1169. М-14635. Тираж 2543.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056